Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria.

Von

Dr. Nicolai Kassianow.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg,)

Mit Tafel XXIX—XXXI und 2 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung. Methoden 479
II. Übersicht der früheren Beobachtungen über das Nervensystem der *Octocorallia* 482
III. Ectoderm 489
A. Tentakel 489
Form der Tentakel. Orale und aborale Fläche 489
Orale Fläche. Bau des Ectoderms 489
Deckzellen 490
Nesselzellen 491
Drüsenzellen 491
Muskelzellen 492
Nervenfaserschicht 492
Ganglienzellen 494
Sinneszellen 496
Beziehungen der Sinneszellen zu den Nesselzellen 496
Aborale Fläche der Tentakel 498
Tentakelfiederchen 500
B. Mundscheibe 501
Vergleich des Ectoderms der Mundscheibe mit dem der Tentakel 501
Nervenfaserschicht auf Schnitten 501
Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten 501
Verteilung der Nervenzellen 502
Erklärung der Verteilungsart der Nervenelemente auf der Mundscheibe 507
C. Schlundrohr 510
Die Form seiner typischen Zellen 510
Drüsenzellen 511

Seite
Nervenschicht 512
Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten 512
Über die nervöse Natur der Schlundrohrzellen 513
Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen 513
Die Entwicklung der Nervenschicht im unteren Teil des Schlundrohres 513
Siphonoglyphe 514
Beziehungen der Nervenschicht des Schlundrohres zu der der Mundscheibe 515
Erklärung der Verteilungsart der Nervenzellen im Schlundrohrepithel und die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen 515
D. Mauerblatt 519
Mauerblattectoderm auf den Macerationspräparaten . . . 519
Deckzellen 520
Nesselzellen 520
Zellen mit feinen Fortsätzen 520
Die Natur der Zellen mit feinen Fortsätzen 521
Mangel der Nervenschicht im Mauerblatteetoderm . . . 522
E. Eetoderm des Cönosarks und die Frage nach dem kolonialen Nervensystem 522
IV. Die Gallerte und die Gallertzellen 524
V. Entoderm und das entodermale Nervensystem 527
Charakter der Entodermzellen 527
Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen . . 528
Anordnung der entodermalen Muskulatur 528
VI. Gastralfilamente 529
VII. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate 530
Benutzte Literatur 532
Tafelerklärung 533

I. Einleitung.

Auf Vorschlag des Herrn Prof. O. Bütschli habe ich im Jahre 1902 begonnen, die Frage über das Nervensystem der *Octocorallia* zu untersuchen. Die Arbeit wurde im zoologischen Institut zu Heidelberg angefangen und auch zum großen Teil ausgeführt; weitergeführt habe ich sie auf den biologischen Anstalten zu Triest, Bergen und Villefranche, wo auch das Material gesammelt wurde; der Abschluß geschah endlich in dem vergleichend-anatomischen Institut zu Moskau. Als Material dienten mir hauptsächlich *Alcyonium digitatum* L. und *palmatum* Pall., besonders die erstere Art; weshalb die Beschreibung überall, wo nicht ausdrücklich *Alcyonium palmatum* genannt wird, sich auf *Alcyonium digitatum* bezieht. Schon im Juli 1903 habe ich in

Bergens Museums Aarbog einige damals gewonnene Tatsachen, welche zugleich den Hauptteil meiner Befunde bilden, als vorläufige Mitteilung publiziert.

Die Umstände haben es mir, zu meinem Bedauern, nicht erlaubt, die Frage über das Nervensystem so weit zu lösen, als ich wünschte; vor allem muß ich das interessante Problem, ob der ganze Alcyonarienstock in nervöser Beziehung etwas Einheitliches darstellt oder nicht, einstweilen offen lassen. Ich veröffentliche aber dessen ungeachtet die Ergebnisse in dem Stadium, in welchem sie sich zurzeit befinden, in der Hoffnung, daß die an den einzelnen Polypen erzielten Befunde weitere Untersuchungen, welche die Frage nach dem kolonialen Nervensystem des Alcyonarienstocks endgültig entscheiden können, wenigstens erleichtern werden.

Ich fühle mich zu besonderem Dank allen denen verpflichtet, welche mir bei dieser Arbeit auf eine oder die andre Weise geholfen haben; in erster Linie ergreife ich die Gelegenheit, Herrn Prof. O. Bütschli, welcher mich auf dies Thema aufmerksam gemacht und der sich meiner zoologischen Studien so gütig angenommen hat, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Der größten Liebenswürdigkeit und des freundlichsten Entgegenkommens erfreute ich mich seitens der Vorsteher der biologischen Anstalten von Triest, Bergen und Villefranche, der Herren Prof. Cori, Davidoff und O. Nordgaard, welche alles taten, um mir das nötige Material zu verschaffen und meine Arbeit zu fördern; sie haben mich dadurch zu aufrichtigstem Danke verpflichtet. Es ist ferner für mich eine angenehme Pflicht, auch Herrn Prof. Mensbier meinen innigsten Dank auszusprechen für die liebenswürdige Erlaubnis, die Arbeit in seinem Institut zu Ende zu führen.

Methoden.

Zur Untersuchung dienten mir Schnittserien und Macerationspräparate von *Alcyonium digitatum* L. und *Alcyonium palmatum* Pall. Zur Fixierung benutzte ich vorzugsweise das Hertwigsche Gemisch, d. h. einen Teil $^1/_5$%ige Essigsäure und einen Teil $^1/_{20}$%ige Osmiumsäure, welches sich als vorzügliches Fixierungsmittel erwies. Es ist sehr wichtig, daß die Zellen des Ectoderms nicht körnig erscheinen, denn sonst wird die Nervenfaserschicht, welche sehr oft als eine feinkörnige Schicht des Epithels auftritt, durch das körnige Protoplasma der Ectodermzellen vorgetäuscht. Der Zusatz von Osmiumsäure leistet gerade

in diesem Sinne sehr gute Dienste; die Zellen bekommen durch dieselbe scharfe Konturen, und ihr Protoplasma erscheint mehr homogen, zuweilen sogar glasig. Der Zusatz von Essigsäure muß sehr gering sein, sonst bekommt das Protoplasma der Zellen leicht das wenig erwünschte körnige Aussehen.

Um die Tiere ausgestreckt zu fixieren und sie für diesen Zweck zu betäuben, diente mir Magnesiumsulfat, welches ich dem Meerwasser, in dem die Tiere sich befanden, allmählich zusetzte, bis das Wasser etwa 3% davon enthielt (ein größerer Prozentsatz schadet auch nicht). Nach einigen Stunden waren die Tiere betäubt und konnten in die Fixierungsflüssigkeit eingelegt werden. Um jedoch sicher zu sein, daß sie in den verhältnismäßig schwachen Lösungen von Osmium- und Essigsäure ausgestreckt absterben, habe ich die Kolonien sofort nach dem Einlegen stark hin und her geschüttelt.

Wer zuerst Magnesiumsulfat zu diesem Zweck empfohlen hat, weiß ich nicht; ich habe es auf Rat von Prof. Cori angewandt. Manchmal dauert es recht lange, bis die Tiere in der Gefangenschaft sich ausstrecken. Durch den Zusatz von Magnesiumsulfat werden die Polypen sehr rasch und meistens unfehlbar zu vollkommener Entfaltung gebracht. Dieser Umstand macht das Magnesiumsulfat für solche Zwecke noch wertvoller.

Die angefertigten Schnitte von 3 μ Dicke wurden mit Boraxkarmin (Kernfärbung) und Bleu de Lyon (Protoplasmafärbung) oder mit Hämatoxylin (Kernfärbung) und Eosin (Protoplasmafärbung) tingiert; die erstere Färbung habe ich vorgezogen.

Zur Maceration bediente ich mich der wohlbekannten Methode von O. und R. Hertwig, d. h. leichte Fixierung für kurze Zeit (1—2 Minuten) in dem Gemisch von einem Teile einer $^1/_5$%igen Essigsäure und einem Teile einer $^1/_{25}$%igen Osmiumsäurelösung und darauffolgende Maceration während 24 Stunden oder länger in $^1/_{10}$%iger Essigsäure (alles in Meerwasser gelöst). Durch Klopfen auf das Deckgläschen konnte man weitere Isolationen der Zellen erzielen.

Bekanntlich färben sich die Zellkerne nach der Wirkung der Osmiumsäure sehr schlecht und sind deshalb in Macerationspräparaten schwer nachzuweisen. Es gelang mir, dem abzuhelfen, indem ich das Macerationsmaterial nach dem Fixieren und vor dem Einlegen in die Macerationsflüssigkeit kurze Zeit mit schwacher Salzsäure behandelte. Nach dieser Behandlung färbten sich die Kerne mit Hämatoxylin in gewöhnlicher Weise.

II. Übersicht der früheren Beobachtungen über das Nervensystem der Octocorallia.

In der Literatur finden wir nur sehr unbestimmte Angaben über das Vorkommen von Nervenelementen bei *Octocorallia*; vor allem suchen wir vergebens genauer ausgeführte Abbildungen, an welchen man die Beschreibungen so delikater histologischer Elemente auf ihre Sicherheit prüfen könnte. Korotneff (1887) z. B., welcher ein sehr kompliziertes Nervensystem bei *Veretillum* beschrieb, hat leider gar keine Abbildungen beigefügt. So ist es schwer zu kontrollieren, ob wirklich Nervenzellen gesehen und nicht etwa ganz andre Elemente für solche gehalten wurden. In vielen Fällen war das letztere sicher der Fall, wie wir weiterhin sehen werden; es waren meist Gallertzellen, die für Nervenzellen gehalten wurden.

Bei A. Koelliker (1872, S. 44), in dem umfangreichsten Werke, welches über *Octocorallia* existiert, finden wir über das Nervensystem nur sehr wenig. »Es ist mir nicht gelungen«, sagt er, »mit Bestimmtheit Nerven aufzufinden. Es findet sich nämlich an der Anheftungsstelle der Mesenterialfilamente und weiterhin an derjenigen der Septula an jedem ein besonderer longitudinaler Faserzug, den ich weder dem Muskelgewebe, noch der Bindesubstanz mit Bestimmtheit einzureihen vermag. Es sind feine gerade Fasern, stellenweise mit kleinen zellenartigen Körpern gemengt, die ich kein Bedenken tragen würde, für Nervenfasern zu erklären, wenn es mir gelungen wäre, irgendwo von denselben abgehende Fasern wahrzunehmen. . . . Auch sonst habe ich nirgends, selbst an den dünnsten Muskelplatten nicht, eine Spur verästelter Fasern gesehen, die als Nerven zu deuten gewesen wären.« Diese Faserzüge Koellikers können aber kaum dem Nervensystem zugehören. Obschon es mir gelang, einzelne Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen nachzuweisen, konnte ich doch nichts finden, was dem von Koelliker in den angeführten Zitaten Beschriebenen entspräche. Zu beiden Seiten der Anheftungslinie der Septen an das Mauerblatt verlaufen longitudinale Muskelfaserzüge, welche bis jetzt übersehen wurden. Es mag sein, daß Koelliker diese Züge gemeint hat.

In der Arbeit von Pouchet et Myèvre (1870) treffen wir neben unrichtigen Angaben, z. B. der, daß dem Mauerblatte das äußere Epithel fehlt und die Gallerte auf diese Weise unbedeckt sei, richtige und eingehende Beschreibungen der Muskulatur von *Alc. palmatum* und *digitatum*. Dies bezieht sich vor allem auf die Muskulatur der Tentakel,

welche selbst von späteren Forschern (z. B. Hickson, 1895) unrichtig dargestellt wurde. Über das Nervensystem aber finden wir nur folgendes: »Nous devons ici signaler de notre côté des traînées granuleuses fusiformes que nous avons observées à l'état frais entre les fibres musculaires, sur le trajet des faisceaux et qui peut-être pourraient être interpretées comme des éléments nerveux mêlés aux éléments musculaires.« Auf den Macerationspräparaten kann man sich überzeugen, daß Ganglienzellen unzweifelhaft zwischen den Muskelfasern vorkommen, ja auch auf Schnitten sind sie zufällig und mit größter Mühe zu finden; doch die »traînées granuleuses« der genannten Forscher sind aller Wahrscheinlichkeit nach Gallertzellen in der Septallamelle. Doch legen die Autoren selber keinen besonderen Wert auf ihre Beobachtung und sprechen nur ihre feste Überzeugung aus, daß das wirkliche Nervensystem der Alcyonaria sowohl, als auch das der Actinien einmal entdeckt werden wird.

Herdmann (1883) macht nur sehr kurze Angaben über das Nervensystem. Er beschreibt in dem Entoderm der Septen (vielleicht bezieht sich aber seine Beschreibung auch auf das Entoderm des Mauerblattes) sternartige, dreieckige oder polygonale Zellen, welche in feine, zuweilen miteinander anastomosierende Fasern ausgezogen sind. Diese Zellen, welche er für nervös hält, sind ohne Zweifel die Gallertzellen, wie sie z. B. auf meiner Fig. 7, Taf. XXIX, *glz*, in der Gallerte der Septallamelle zu sehen sind.

Von den späteren Forschern, welche *Octocorallia* studierten, beschäftigen sich nur Korotneff (1887), Hickson (1895), Ashworth (1899), Bujor (1901) und Pratt (1902) eingehender mit der Histologie und speziell mit der Frage nach dem Nervensystem der achtstrahligen Korallen. Korotneff (1887) gibt die ausführliche Beschreibung eines Nervensystems bei *Veretillum*. Am »Kelche« (Peristom) sollen multipolare und bipolare Ganglienzellen und spindelförmige sensitive Zellen vorkommen, von welchen feine Fortsätze ausgehen, die die Muskelschicht quer durchdringen. Auch in der Gallerte hat er nervöse Zellen gefunden, und zwar solche mit einer specifischen Funktion. Er sagt hierüber: »Unter der Muskelschicht, direkt auf der Stützlamelle, kommen noch Nervenelemente vor, die in einer Vereinigung mit den Nerven des Subepithels stehen. In dieser Weise bildet das Nervensystem des Kelches ein Netz, welches das ganze Ectoderm durchdringt und die Muskelschicht umflicht. Die Nervenelemente, die unter den Muskeln und auf der Stützlamelle vorkommen, haben eine besondere, ganz specifische Funktion. Kaum kann man eine Nervenzelle finden, an deren

Seite nicht zwei große saftige, platte und ausgezogene Zellen vorkommen; diese Zellen haben einen deutlichen Kern und sind grobkörnig; sie umgeben, wie gesagt, nicht nur das Nervenelement selbst, sondern begleiten eine Strecke lang seine Ausläufer, die Nerven der Zelle. Wo diese grobkörnigen Zellen vorkommen, leuchtet das Tier, und wo sie nicht vorhanden sind (so am Körper der Kolonie selbst), da ist keine Phosphorescenz zu bemerken. Wir müssen also annehmen, daß die großen, nervenbegleitenden Zellen der Beleuchtung dienen, es sind also Leuchtzellen.« Die Struktur der Tentakel soll, wie »am Kelche« sein. In den Septen verlaufen zwischen den Muskelfasern auch spindelförmige Nervenzellen und Leuchtzellen sollen hier gleichfalls vorkommen.

Es gelang mir nun in der Tat, auf der Mundscheibe und auf den Tentakeln Ganglien- und Sinneszellen, ebenso Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen zu finden, obschon ich nicht behaupten kann, daß die Fortsätze der Nervenzellen »die Muskelschicht quer durchdringen«. Doch habe ich keine Sicherheit, daß Korotneff und ich dieselben Elemente gesehen haben. In der Gallerte konnte ich keine Nervenzellen finden, weder bei *Alcyonium* noch bei *Veretillum*; infolgedessen konnte ich mir kein bestimmtes Urteil bilden über die verwickelten Verhältnisse, welche Korotneff zwischen den Nervenzellen der Gallerte und den sog. Leuchtzellen beschreibt.

Das Mauerblatt soll nach Korotneff »viel primitiver« gebaut sein. »Hier ist nur das Ectoderm muskulös, es besitzt eine Schicht von Querfasern.« Diese Angaben sind jedoch unzutreffend, das Ectoderm des Mauerblattes ist nicht muskulös, und die Querfasern, welche nach Korotneff hier existieren sollen, gehören in Wirklichkeit zum Entoderm.

In dieser Arbeit begegnen wir also, neben der Beschreibung außerordentlich feiner histologischer Verhältnisse, wie z. B. der Beziehungen der »Nervenzellen« der Gallerte zu den Nervenzellen des Epithels, oder der ersteren zu den Leuchtzellen, unrichtigen Angaben über verhältnismäßig gröbere Verhältnisse, wie die eben erwähnten über die Muskulatur des Mauerblattes. Es ist daher recht schwer zu beurteilen, inwieweit Korotneffs Angaben über das Nervensystem überhaupt der Wirklichkeit entsprechen; dies wird aber noch schwieriger, weil die kurzen und nicht ganz klaren Beschreibungen von keinerlei Abbildungen begleitet sind.

Hickson (1895) hat die Histologie von *Alcyonium digitatum* eingehender untersucht. Er glaubt Nervenzellen an folgenden Stellen

gefunden zu haben: 1) auf den Tentakeln, 2) im Entoderm der Polypenteile, welche in der Masse der Kolonie liegen (»coelenteric tubes«) und 3) in der Gallerte (»mesogloea«) des Cönosarks. Von der ersten Fundstelle sagt er folgendes: »In longitudinal sections of the tentacles a number of minute cells may be seen lying between the epithelium and the layer of muscular fibres. These cells are spindle-shaped, triangular or star-shaped, and are continuous with a fine plexus of fibrils some of which have a beaded appearance.« Diesen Komplex von Zellen hält er für homolog der Nervenschicht von Hertwig. In seiner Arbeit finden wir auch eine, allerdings sehr schematische Abbildung von einem solchen Längsschnitt durch den Tentakel mit dem Nervenplexus. Wir werden weiter unten sehen, daß in der Tat auf den Tentakeln, über den Längsmuskeln, sich ein reicher Nervenplexus ausbreitet, welcher mit dem von Hickson beschriebenen wohl identisch ist.

Einen ähnlichen Nervenplexus hat Hickson im Entoderm gefunden, welches die Polypenteile auskleidet, die in der Masse der Kolonie liegen. Hier konnte ich keinen Nervenplexus finden, und da auch die Abbildung Hicksons sehr schematisch und wenig deutlich ist, erscheint mir diese Fundstelle überhaupt zweifelhaft.

Noch zweifelhafter ist aber die dritte Fundstelle, die Gallerte. Nach Hickson sollen in der letzteren dreierlei Zellelemente auftreten, nämlich 1) »the endoderm cells«, 2) »the solid cords of endoderm« und 3) »the isolated mesogloea cells«, und eben die letzteren hält er für nervös. Diese Nervenzellen bilden nach ihm ein Netz, indem ihre Fortsätze untereinander anastomosieren. Sie sollen aber auch mit den Nervenzellen des Entoderms und, wie Hickson es vermutet, auch mit denen des Ectoderms in Verbindung stehen, wodurch der Zusammenhang des ectodermalen Nervensystems mit dem entodermalen erzielt werde. Dies Nervensystem der Gallerte hat Hickson auf Schnitten beobachtet, welche durch die Masse der Kolonie geführt und mit dem Rasiermesser aus freier Hand gemacht waren. Auf den Mikrotomschnitten sollen die Nervenzellen nicht zu sehen sein. Vereinzelte Zellen treffen wir überall in der Gallerte, so dünn dieselbe auch an manchen Stellen sein mag, so z. B. in den Septen, im Schlundrohr und im Mauerblatt. Ich bezweifle aber, daß diese Gallertzellen nervös sind; jedenfalls weichen sie von den typischen Nervenzellen von *Alcyonium* in ihrem Aussehen und in ihrer Größe sehr stark ab. Den Umstand, daß Hickson diesen bedeutenden Unterschied in der Größe beider Zellarten keine genügende Aufmerksamkeit geschenkt hat, kann ich nur dadurch erklären, daß er die Gallerte mit schwacher Vergrößerung

untersuchte, oder dadurch, daß er auch für die Nervenzellen der Tentakel nicht die wahren, außerordentlich kleinen Ganglienzellen, sondern ganz andre Zellen gehalten hat.

Endlich hat Hickson im Ectoderm, welches die Masse der Kolonie bedeckt, interstitielle Zellen gefunden, und hält es für nicht ausgeschlossen, daß sie Ganglienzellen sein könnten. Diese »regularly star-shaped cells« können aber keine Ganglienzellen sein. Im Ectoderm des Mauerblattes habe ich bipolare und multipolare mit sehr langen, sich verzweigenden Fortsätzen versehene Zellen gefunden, die schon eher Ganglienzellen entsprechen; im Ectoderm, welches den Stamm der Kolonie bedeckt, konnte ich aber weder diese, noch irgendwelche andre, den Nervenzellen ähnliche Zellformen finden.

Hickson hat den Versuch gemacht, eingehender als die übrigen Forscher, die feineren histologischen Verhältnisse der *Octocorallia* in ihrer Allgemeinheit zu untersuchen. Da ich bei meinen Untersuchungen ebenfalls die allgemeine Histologie begreiflicherweise berühren mußte, werde ich deshalb an dieser Stelle die Arbeit von Hickson etwas eingehender besprechen und einige seiner unzutreffenden Angaben korrigieren. So beschreibt er die Ectodermzellen des Mauerblatts als cylindrische oder spindelförmige Zellen. In Wirklichkeit aber, wie wir weiter unten sehen werden, haben diese Zellen eine ganz eigentümliche und für *Alcyonium* sehr charakteristische Form, nämlich die einer breiten polygonalen Platte, die mit einem Fuße, einem Tische ähnlich, auf der Gallerte aufsitzt. Die Mundscheibe soll nach Hickson von einem Ectoderm bedeckt sein, welches dem Ectoderm des Cönosarks ähnlich ist. Ich habe gefunden, daß die Ectodermzellen des Cönosarks eher eine Cylinderform haben, die der Mundscheibe dagegen die oben erwähnte, ganz abweichende Form besitzen und vollkommen denen der Tentakel ähneln. Das Ectoderm der Mundscheibe zeigt überhaupt ganz dieselben Bauverhältnisse wie das der Tentakel und ist auch ebenso reich an Nervenzellen. Von dem Nervenplexus der Mundscheibe erwähnt aber Hickson nichts.

Irrtümlicherweise glaubt Hickson, daß das Ectoderm der Mundscheibe eine circuläre Muskulatur besitzt. In der Wirklichkeit gehören die circulären Muskelfasern der Mundscheibe dem Entoderm an; das Ectoderm aber besitzt dieselben Längsmuskeln wie die Tentakel.

Endlich hat Hickson den Verlauf der Muskeln auf den Tentakeln so dargestellt, daß die Längsmuskeln der einen Seite eines Tentakels auf die Mundscheibe herabsteigen, auf dieser an der Basis der beiden folgenden Tentakel vorbeilaufen und erst an dem dritten Tentakel

wieder heraufsteigen. Nach Hickson sollen also zwei Tentakel, die durch zwei dazwischen stehende getrennt sind, von einem gemeinsamen Muskelfaserzug in Tätigkeit gesetzt werden. In Wirklichkeit aber endigen alle Längsmuskeln, welche von den Tentakeln auf die Mundscheibe herabsteigen, längs der Ansatzlinien der Septen an der Mundscheibe, ohne auf andre Tentakel überzugehen und ohne dabei die Mundscheibe quer zu durchziehen.

Das Schlundrohr hat Hickson im allgemeinen richtig beschrieben, ohne jedoch die Nervenfaserschicht zu erwähnen, welche in dessen Ectoderm stark entwickelt ist.

Nach J. H. Ashworth (1899) soll in der Gallerte der Polypen von *Xenia hicksoni* ein Netzwerk von Nervenzellen sich ausbreiten; außerdem hat er Nervenzellen in den tieferen Schichten des Ectoderms und unter den Muskelfasern des Entoderms gefunden, wobei das ectodermale Nervensystem mit jenem des Entoderms durch die Nervenzellen der Gallerte in Verbindung stehen soll.

Es war mir nicht möglich, aus Ashworths Beschreibung (S. 277) festzustellen, welche Zellen er bei dieser Schilderung im Sinne hat; entweder die spindelförmigen Zellen, welche ich auf dem Mauerblatte (s. Abschnitt über Mauerblatt) fand und von welchen ich nicht sicher weiß, ob sie wirkliche Nervenzellen sind, da sie von den typischen, von mir in den andern Körperregionen gefundenen, abweichen, oder ob er die Zellen meint, welche überall in der Gallerte zerstreut sind und deren nervöse Natur sehr zweifelhaft erscheint.

Nach Ashworth sollen Ectoderm und Entoderm außer durch die Nervenzellen auch noch durch Zellen in Verbindung stehen, welche mit ihrem breiten, den Kern enthaltenden Ende im Ectoderm liegen und demnach ectodermaler Natur sein sollen. Diese Angaben müssen auf einem Irrtum beruhen, der daher rührt, daß Ashworth schiefe Schnitte durch das Ectoderm beschreibt. Auf solchen Schnitten erscheint das Ectoderm mehrschichtig und es kann dabei sehr oft aussehen, als ob einzelne Zellen mit ihren Fortsätzen, welche scheinbar in den tieferen Schichten des anscheinend mehrschichtigen Epithels liegen, sich in die Gallerte erstrecken; aus diesem Verhalten aber wird leicht der falsche Schluß gezogen, daß Fortsätze solcher Zellen in die Gallerte hineingehen und durch sie das Entoderm erreichen, was bei der Dünnheit der Gallertschicht leicht so scheinen kann. Daß es sich so verhält beweisen mir die Abbildungen von Ashworth. Auf seiner Fig. 17 ist z. B. eine solche, Ectoderm und Entoderm verbindende Zelle abgebildet. Diese Zelle ist aber eine Epithelzelle von sehr typischer tisch- oder schirm-

ähnlicher Form und fußähnlichem Fortsatz. Schon diese charakteristische Form der Zelle, welche eine deckende Fläche des Epithels zu bilden bestimmt ist, und welche mitten in der Gallertmasse recht fremdartig erscheinen würde, zeigt, daß es sich nicht um eine Gallertzelle handelt, und daß sie demnach auch der Verbindung beider Epithelien nicht dienen kann.

Hinsichtlich der entodermalen Nervenzellen halte ich es aber für unzweifelhaft, daß Ashworth die eigentlichen Gallertzellen für solche erklärt hat. Dies geht deutlich daraus hervor, daß diese vermeintlichen entodermalen »sternartigen« Nervenzellen in der Gallerte, und zwar außerhalb der entodermalen Muskelfasern (»immediately outside the endodermic muscle-fibres«, d. h. gegen das Ectoderm) liegen sollen. Diese Gallertzellen aber, deren nervöse Natur überhaupt fraglich ist (s. Abschnitt über Gallertzellen) können jedenfalls nicht als entodermales Nervensystem betrachtet werden, da sie in der Gallerte, wenn auch nahe der entodermalen Fläche liegen; zumal ich typische entodermale Ganglienzellen gefunden habe, die auch in der Tat im entodermalen Epithel liegen.

Von den typischen, unzweifelhaften Ganglienzellen des Ectoderms und Entoderms, sowie von dem reichen Nervenplexus der Mundscheibe, des Schlundrohrs und der Tentakel, d. h. von dem unzweideutigen Nervensystem, finden wir bei Ashworth nichts.

In neuerer Zeit hat Bujor (1901) eine vorläufige Mitteilung über Untersuchungen an *Veretillum cynomorium* veröffentlicht. Nach dieser sehr kurzen Mitteilung soll die Mundscheibe (»le disque buccal«) sehr reich sein an Sinnes-, Ganglien- und Epithelmuskelzellen. Man findet in dieser Arbeit auch Abbildungen von drei Nervenzellen, einer Sinneszelle und zwei Ganglienzellen. Leider sind aber diese Angaben zu kurz, um einigermaßen überzeugend zu sein. Die Nervenschicht der Tentakel und des Schlundrohres wird in dieser Mitteilung nicht erwähnt.

Krukenberg (1887) endlich gab eine Beschreibung des Nervensystems von *Xenia* auf Grund physiologischer Experimente. Indem er verschiedene Stellen des Polypenkörpers reizte und den Polypen so zu verschiedenartigen Kontraktionen zwang, kam er zum Schluß, daß die Tentakel in ihrer ganzen Ausdehnung nervös sein müssen, und daß das Peristom sowie der Kelch (d. h. das Mauerblatt) ebenfalls nervös sind; wobei das Peristom leichter reagiert und demnach reicher an Ganglienzellen sein müsse als der Kelch. Das Peristom wird von ihm überhaupt als eine Art Centralorgan des Nervensystems angesehen. »Bei stärkeren Reizungen eines Tentakels kommt es an normalen

Polypen, bevor der Kelch sich zusammenzieht, allemal erst zu Kontraktionen nicht direkt gereizter Tentakel. Während sich aber an den Tentakeln die Kontraktionen von unten nach oben hin fortsetzen, ist der Verlauf derselben am Kelche von oben nach unten gerichtet. Dieser Umstand lehrt, daß die Kontraktionen beider Teile vornehmlich von den Ganglienanhäufungen des Peristoms ausgelöst werden. . . .«

Meine histologischen Untersuchungen bestätigen diese Befunde insofern, als ich auf den Tentakeln und der Mundscheibe in der Tat einen reichen Nervenplexus gefunden habe; und zwar zeigen meine Untersuchungen, daß derselbe im ectodermalen Epithel sich befindet. Daß das Mauerblatt jedenfalls viel ärmer an Nervenzellen ist, lehren die histologischen Befunde gleichfalls. Meine Untersuchungen haben aber außerdem gezeigt, daß auch der obere Teil des Schlundrohres eine sehr reiche Nervenfaserschicht besitzt, welche also einen ansehnlichen Teil des gesamten Nervensystems des Polypen darstellt.

III. Ectoderm.

A. Tentakel.

Form der Tentakel. Orale und aborale Fläche. Die histologische Beschreibung der *Alcyonaria* beginne ich mit den Tentakeln. Dieselben haben bei den Alcyonarien bekanntlich die Form von nicht sehr langen Schläuchen mit nahezu kreisrundem Querschnitte, welche an ihren Seiten je eine Reihe hohler Fortsätze — Fiederchen (Pinnulae) — tragen. Auf dem Tentakelquerschnitt (Fig. 6, Taf. XXIX) können wir eine orale (*Or*) und eine aborale Fläche (*Abr*) unterscheiden. Als orale bezeichne ich die Fläche, welche an den horizontal ausgebreiteten Tentakeln des aufrecht stehenden Polypen nach oben, bei den aufwärts stehenden Tentakeln gegen den Mund gerichtet ist, und welche zwischen den beiden Reihen der Tentakelfiederchen sich ausbreitet (Fig. 6 *Or*, Taf. XXIX). Die aborale Fläche nimmt den übrigen Teil des Tentakelquerschnitts ein. Die orale Fläche unterscheidet sich in morphologisch-histologischer Hinsicht von der aboralen hauptsächlich dadurch, daß die Längsmuskulatur und das Nervensystem an ihr viel stärker entwickelt sind. Zur Orientierung über die allgemeinen histologischen Verhältnisse soll uns die orale Fläche dienen, und zwar sowohl Schnitte als auch Macerationspräparate derselben.

Orale Fläche. Bau des Ectoderms. Auf einem medianen Längsschnitt eines Tentakels erscheint das die orale Fläche bedeckende

Ectoderm so, wie es Fig. 3, Taf. XXIX zeigt. Das Epithel ist von der Stützlamelle (welche an den ausgestreckten Tentakeln sehr oft kaum zu sehen ist) etwas abgehoben und gelockert, indem einige Elemente bei der Fixation und der dabei stattgefundenen krampfhaften Kontraktion des Tieres aus ihm herausgefallen sind (hauptsächlich Nesselzellen), wodurch das Studium des Epithelbaues erleichtert wird.

Deckzellen. In dem Ectoderm eines solchen Schnittes bemerken wir zunächst eigenartige Zellen (*d*), welche die eigentliche deckende Oberfläche des Epithels bilden. Da derartige Deckzellen der ganzen Ectodermfläche des Polypen (ausgenommen das Schlundrohr) eigen sind, so gebe ich gleich an dieser Stelle eine für die Tentakel, die Mundscheibe und das Mauerblatt allgemein gültige Beschreibung dieser Zellen.

Ihre Gestalt können wir besser verstehen, wenn wir auch Macerationspräparate zu Hilfe nehmen (Fig. 1 d_1, d_2, d_3, Taf. XXIX). Die Deckzellen (Fig. 1 d_1, stellt eine solche von unten gesehen dar) sind sehr dünne und breite Lamellen von polygonalem Umriß, welche mittels eines kurzen wurzelartigen Fußes auf der Gallertschicht (Stützlamelle) befestigt sind. Der fußähnliche Fortsatz entspringt nicht ganz in der Mitte der Zelle, sondern einem Rande näher. Fig. 1 zeigt andre solche Zellen von der Seite (d_2, d_3). Da ihre Decklamelle sehr oft gekrümmt ist, erscheinen die Zellen häufig einem Schirme ähnlich (Fig. 2, 4, Taf. XXIX, Fig. 3, 9, Taf. XXX). Unter diesen schirmähnlichen Decklamellen liegen alle andern Ectodermelemente verborgen und geschützt; in erster Linie die Nesselzellen, welche sehr oft unmittelbar von innen der Decklamelle anliegen (Fig. 3, *d*, Taf. XXX). Die fraglichen Zellen erscheinen demnach als höchst spezialisierte Deckzellen, welchen, außer der deckenden und schützenden, kaum eine weitere Funktion zukommt. Ihr Protoplasma ist alveolär vacuolisiert (Fig. 1 d_1, Taf. XXIX); die größeren Vacuolen nehmen die äußerste Protoplasmaschicht ein, wie man es auf Profilbildern und auf Schnitten sehen kann (Fig. 3 *d*, Taf. XXX). Der Kern ist kugelig; in den Zellen des Mauerblattes konnte ich auf einigen Präparaten in ihm deutliche wabige Struktur wahrnehmen. Bei Doppelfärbung mit Bleu de Lyon und Boraxkarmin (Kernfärbung) erscheint das Centrum des Kernes blau gefärbt in der Form eines runden Fleckes. Die Wurzelfortsätze der Deckzellen haben ein verschiedenes Aussehen (Fig. 1 d_1, d_2, d_3, Taf. XXIX); die Zelle d_3 ist wohl eine, die sich beim Macerieren besonders gut erhalten hat, wie aus ihren feinen und verzweigten Wurzeln hervorgeht, welche aufs innigste mit

der Gallerte verwachsen zu sein scheinen und in ihrem Aussehen kaum von der letzteren sich unterscheiden.

Nesselzellen. Das Ectoderm der Tentakel ist vollgepfropft von Nesselzellen (Fig. 3, 4, 6, Taf. XXIX). Diese sind oval, mit einer Längsachse von 8 μ. Man kann eine äußere, den Zellkonturen entsprechende, und eine innere Kapsel unterscheiden; die letztere enthält die Spiralwindungen des Nesselfadens (Fig. 1, 3, 4, Taf. XXIX *n*). Wenn der Nesselfaden herausgeschleudert ist, sieht man besonders deutlich die innere Kapsel (Fig. 1 n_1, 4, Taf. XXIX) als wirklich selbständige Kapsel, deren Wand die Windungen des Nesselfadens also dicht anliegen. Ebensogut ist sie auf Querschnitten durch die Nesselzelle zu sehen, welche man auf Schnitten sehr oft trifft (Fig. 4, bei *s*, Taf. XXIX; Fig. 3 *n*, Taf. XXX). Der Kern der Nesselzelle nimmt entweder die Mitte ihrer Länge ein, oder liegt einem Pole näher und stellt eine sehr dünne Scheibe dar, welche der äußeren Kapsel meist dicht anliegt, und, dem Querschnitt der Zelle entsprechend, gebogen erscheint (Fig. 3, Taf. XXX; Fig. 1 *n*, Taf. XXIX).

Einige Nesselzellen erreichen die Epitheloberfläche (Fig. 3, Taf. XXIX); die Hauptmenge aber liegt in der Tiefe des Epithels (wie auf der Fig. 3, Taf. XXX). Sie scheinen kein Cnidocil zu haben. Zwar bemerkt man bei einigen einen kurzen Fortsatz, welchen man für ein Cnidocil halten könnte (linke Zelle in der Zellgruppe *n*, Fig. 1, Taf. XXIX), doch finden sich erstens solche Fortsätze nicht bei allen, und zweitens entspringen sie meist nicht von einem Pole der Zelle, sondern von der Mitte der Nesselkapsel, und zwar bald von der Stelle, wo der Kern liegt, bald von ihm entfernt. Ich bin daher der Ansicht, daß die Nesselzellen von *Alcyonium* des Cnidocils entbehren.

Zwischen den beschriebenen Nesselzellen treffen wir etwas abweichende (Fig. 1 n_2, Taf. XXIX), bei welchen die Kapsel schmäler und meist gekrümmt ist und keinen Nesselfaden erkennen läßt. Möglicherweise sind es junge, nicht vollkommen ausgebildete Nesselzellen der ersten Art.

Drüsenzellen. Auf den Schnitten, welche mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon gefärbt waren, traten einige Zellen des Tentakelectoderms durch ihre Färbung hervor, indem ihr Plasma nicht von Bleu de Lyon, wie bei allen andern Zellen, sondern von Boraxkarmin gefärbt war. Es sind die Epitheloberfläche erreichende Zellen, von manchmal flaschenähnlicher Form (Fig. 3 *dr*, Taf. XXIX). Ihre wahre Gestalt ist nicht

leicht festzustellen, weil sie sich auch bei der Maceration schlecht erhalten. Der runde Kern liegt im proximalen Teil der Zelle. Das Plasma hat ein grobmaschiges, schaumähnliches Aussehen (Fig. 3 *dr*, Taf. XXIX; Fig. 3 *dr*, Taf. XXX). Es gelang mir nicht, festzustellen, wie das proximale Ende der Zelle beschaffen ist, vielleicht ist es in einen sich wurzelartig verzweigenden Faden ausgezogen (Fig. 3 dr_2, Taf. XXIX).

Aus dem Verhalten des Plasmas dieser Zellen zu Boraxkarmin und wegen der grobmaschigen Struktur ihres Zellinhalts, schließe ich, daß es Drüsenzellen irgendwelcher Art sein müssen. Wie wir weiter unten sehen werden, finden sich ähnliche Zellen auch auf der Mundscheibe und im Schlundrohr.

Muskelzellen. Der Stützlamelle anliegend, verlaufen im Ectoderm die Muskelzellen (Fig. 3 *m*, Taf. XXIX), welche die Längsmuskulatur der Tentakel bilden. Dieselbe ist, wie schon oben bemerkt wurde, besonders stark an der oralen Fläche entwickelt (Fig. 6 *m*, Taf. XXIX). Auf Längsschnitten erscheinen die Muskelzellen als stark lichtbrechende Fasern mit einem länglichen Kern. Besser und zahlreicher sind sie auf Schnitten zu beobachten, welche das orale Tentakelectoderm in der Fläche getroffen haben (Fig. 4, 5, Taf. XXIX). Die durch Maceration isolierten Muskelzellen (Fig. 1 m_1, m_2, m_3) sind recht lang, erreichen die Länge von 360 μ und darüber, bei meist unansehnlicher Breite. Die contractile Substanz der Faser ist stark lichtbrechend und vom Protoplasma immer scharf abgesetzt. Der rundliche oder ovale Kern ist entweder nur von einer geringen Menge von Protoplasma umgeben (Fig. 1 m_1, Taf. XXIX), oder dieser Protoplasmaleib der Zelle ist so hoch, daß er die Epitheloberfläche erreicht (Fig. 1 m_1, m_2, Taf. XXIX). Im letzteren Falle handelt es sich also um eine richtige Epithelmuskelzelle. Solche Epithelmuskelzellen kommen hauptsächlich den Tentakelfiederchen zu, wogegen die erstbeschriebenen spindelförmigen Muskelzellen der Tentakelachse eigen sind.

Nervenfaserschicht. Auf dem medianen Längsschnitt des Tentakels, wie ihn Fig. 3, Taf. XXIX zeigt, sieht man über den Muskelfasern bei sehr aufmerksamer Betrachtung auf günstigen und gut konservierten Präparaten äußerst feine Fasern. Auf solchen Schnitten können sie jedoch meist nur bei sehr scharfem Zusehen entdeckt werden, wobei über ihre Natur noch Zweifel bleiben können. Je mehr aber das Ectoderm der oralen Tentakelwand in der Fläche getroffen wird, um so

besser treten sie hervor. Einen solchen Flächenschnitt stellt Fig. 5, Taf. XXIX dar. Wir sehen hier längs und parallel verlaufende, verhältnismäßig dicke Muskelfasern und darüber noch ein Geflecht feinster Fasern.

Ein solches Fasergeflecht sehen wir auch auf Fig. 4, Taf. XXIX. Dieselbe stellt einen kleinen Teil eines Schnittes dar, welcher eine Seite der Tentakelbasis in der Fläche getroffen hat.

Auch auf Querschnitten durch den Tentakel kann man Fasern im Epithel konstatieren; auf besonders günstigen Präparaten fallen sie sogar schon bei ziemlich schwacher Vergrößerung auf, und zwar immer auf der oralen Fläche zwischen den beiden Längsreihen der Tentakelfiederchen, über den Längsmuskelfasern im gelockerten Ectoderm. Auf Fig. 6, Taf. XXIX ist ein solcher Querschnitt halbschematisch abgebildet. Auf der oralen Tentakelfläche, zwischen den beiden längsgetroffenen Tentakelfiederchen (*p*), d. h. in der Region, von welcher auch der Längsschnitt Fig. 3, Taf. XXIX stammt, sieht man eine dicke Schicht quergeschnittener Muskelfasern (*m*) und darüber eine sehr dünne Lage sehr feiner Fasern (*nf*). Wenn die orale Tentakelwand beim Abtöten des Polypen durch die Kontraktion der Muskelfasern stark zusammengezogen ist, wobei die Muskelfaserquerschnitte zu einer dicken Lage übereinander gedrängt werden, wodurch das Ectoderm abgehoben und gelockert wird (Fig. 6, Taf. XXIX), so tritt diese Faserschicht am deutlichsten hervor. Die Fasern sind durch ihre außerordentliche Feinheit von den verhältnismäßig dicken Muskelfasern leicht zu unterscheiden. Fig. 6, welche sonst die Tentakelhistologie halbschematisch darstellt, gibt die Verhältnisse der Muskelzellen zu den feinen Nervenfasern ganz treu wieder.

Die Muskelfasern färben sich intensiv mit Bleu de Lyon; die feinen Nervenfasern dagegen werden wenig gefärbt und nur beim Fixieren mit Osmiumsäure etwas geschwärzt. Auf einigen solchen Querschnitten, welche mit triphenylrosanilintrisulfosaurem Natron gefärbt waren, konnte man beide Faserarten besonders scharf unterscheiden, indem die Muskelfasern tiefblau gefärbt waren, die darüber ausgebreiteten von der Osmiumsäure geschwärzten Nervenfasern, sowie das ganze Epithel, dagegen gar nicht.

Die beschriebenen feinen Fasern gehören zum Nervensystem des Polypen. Die Beweise hierfür liefert das Studium der Macerationspräparate. Wenn man einzelne Tentakel mit Hertwigscher Macerationsflüssigkeit behandelt und dann einige Tentakelstückchen auf dem

Objektträger zerzupft, erhält man leicht durch leises Klopfen auf das Deckgläschen einzelne Ectodermzellen vollkommen isoliert. Auf solchen Präparaten finden wir zwischen den zum Teil schon beschriebenen Ectodermzellen des Tentakels eine große Menge der feinen Fasern, die wir auf Schnitten als eine Faserschicht, bzw. als ein dichtes Geflecht (auf Flächenschnitten) beobachteten. Auf Tentakelstücken, die noch wenig maceriert sind, von welchen aber das ectodermale Epithel abgefallen ist, kann man über den noch zusammenhängenden Muskelbündeln gelegentlich das dichte Fasergeflecht wahrnehmen. Ein solches, etwas weniger dichtes Geflecht, in welchem dagegen die einzelnen Fäserchen besser zu unterscheiden sind, ist auf der rechten Seite der Fig. 1, Taf. XXIX *np*, über den unteren Enden der Muskelfasern abgebildet. Diese Befunde bestätigen das, was wir auf Schnitten schon gesehen haben. Die Fäserchen sind außerordentlich fein, können jedoch eine sehr beträchtliche Länge erreichen und sind, wie es für Nervenfasern typisch ist, mit Varicositäten versehen.

Ganglienzellen. Zwischen den ectodermalen Zellen und im Fasergeflecht konnte ich bei aufmerksamem Suchen zahlreiche und sehr charakteristische Ganglienzellen finden. Die beschriebenen Fasergeflechte sind jedenfalls zum großen Teil aus Fortsätzen solcher Ganglienzellen hervorgegangen. Die letzteren sind klein und bei nicht genügend aufmerksamer Beobachtung leicht zu übersehen. Wenn man aber einmal auf sie aufmerksam geworden ist und fleißig danach sucht, sind sie auf Macerationspräparaten in beliebiger Menge und gut isoliert zu finden. Aus der großen Zahl der von mir beobachteten und zum Teil abgebildeten Ganglienzellen, sind einige auf Fig. 1, Taf. XXIX (g_1—g_6) mit Hilfe des Zeichenapparates wiedergegeben (Objektiv 2 mm, Ocul. 6, Zeiss).

Die Ganglienzellen von *Alcyonium* sind multipolar. Ihre Fortsätze sind außerordentlich fein und sehr lang; ich habe eine bipolare Ganglienzelle beobachtet, deren beide Fortsätze die Gesamtlänge von 600 μ, deren spindelförmiger Zellkörper aber die Länge von nur 3 μ hatte. Wegen ihrer Zartheit müssen die Fortsätze beim Zerklopfen des Epithels und dem Auseinanderweichen der Zellen jedenfalls leicht abgerissen werden und daher tatsächlich noch viel beträchtlichere Länge erreichen. Die Fortsätze sind reich verzweigt und mit Varicositäten versehen (Fig. 1, g_1, g_2, g_{5-6}, Taf. XXIX). Der Kern der Ganglienzellen ist rund und nimmt fast den ganzen Zellenleib ein. Man findet auf Macerationspräparaten auch bipolare Ganglienzellen (g_3, g_4, Fig. 1), und ich hielt

zuerst diese Form typisch für *Alcyonium*. Als es mir jedoch glückte, die Zellen unter dem Deckgläschen zu bewegen und auf diese Weise umzudrehen (was man in Glyzerinpräparaten sehr leicht erreichen kann), vermochte ich mich gewöhnlich zu überzeugen, daß sie nur scheinbar bipolar und spindelförmig waren, in Wirklichkeit aber meist mehr als zwei Fortsätze besaßen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß es in der Tat Ganglienzellen sind; die Beweise hierfür kann ich folgendermaßen zusammenfassen:

1) Diese Zellen haben die für Ganglienzellen typische Form: einen kleinen Zellleib und sehr lange und äußerst feine, sich verzweigende und varicöse Fortsätze; die Feinheit der Fortsätze und besonders ihrer Verzweigungen erreicht manchmal fast die Grenze der Sichtbarkeit.

2) Sie ähneln vollkommen den Ganglienzellen, welche bei den übrigen Cölenteraten beschrieben wurden, z. B. von den Brüdern Hertwig für Actinien und Medusen. Ich habe ganz ähnliche Ganglienzellen bei den niederen Scyphomedusen (Lucernariden) beobachtet. Die nervöse Natur solcher Zellen ist für einige Cölenteraten auf physiologischem Wege bewiesen, indem die Medusen und Actinien z. B. auf Reizung solcher Stellen ihres Körpers reagieren, wo solche Zellen vorkommen, dagegen unempfindlich oder wenig empfindlich sind an Stellen, wo sie fehlen oder in geringer Zahl vorhanden sind.

3) Mit Hilfe der Maceration gelang es mir, alle Zellarten des ectodermalen und entodermalen Epithels zu isolieren und genau zu beobachten, wonach ich behaupten kann, daß es keine anderen Zellen gibt, außer diesen, welche man für Ganglienzellen halten könnte; alle andern Zellen, welche in beiden Epithelien vorkommen, haben nicht die geringste Ähnlichkeit mit Ganglienzellen.

4) Ebensowenig findet man Nervenzellen in der Gallerte; die Zellen, welche hier vorkommen und welche weiter unten beschrieben werden, sind zwar auch verästelt, sind aber in ihrer sonstigen Beschaffenheit und ihrer Lage von den typischen Ganglienzellen so verschieden, daß es überhaupt äußerst zweifelhaft erscheint, ob sie irgendwelche Beziehungen zum Nervensystem haben.

5) Die beschriebenen Ganglienzellen von *Alcyonium* zeigen die innigsten Beziehungen zur Muskulatur der Polypen, wie es für die Tentakel schon auf Macerationspräparaten und Schnitten nachgewiesen wurde und für andre Körperteile noch weiter unten gezeigt wird.

6) Die in Rede stehenden Ganglienzellen findet man an denjenigen

Stellen des Polypenkörpers (Tentakel, Mundscheibe und Schlundrohr) besonders zahlreich, wo sie aus theoretischen Gründen von uns erwartet werden müssen, was weiter unten noch eingehender besprochen werden wird.

Nachdem ich die Ganglienzellen auf den Macerationspräparaten gefunden und mein Auge für ihre Form geschärft hatte, gelang es mir auch, sie auf Schnitten zu finden. Auf Fig. 3, Taf. XXIX sehen wir z. B. eine bipolar erscheinende Ganglienzelle über den Muskelfasern, deren Fortsätze eine Strecke weit zu verfolgen sind. Auf derselben Figur liegt weiter rechts noch eine andre ähnliche Zelle, und links, mitten in dem Nervengeflecht, eine dritte.

Sinneszellen. Das Studium der Schnitte läßt noch weitere Elemente des Nervensystems erkennen, nämlich die Sinneszellen. Bei sehr sorgfältigem Suchen und genauem Zusehen finden wir im Ectoderm Zellen (Fig. 3 *s*, s_1, Taf. XXIX), deren distales, sehr feines Ende aus dem Epithel etwas herausragt; der Körper solcher Zellen ist spindelförmig oder dreieckig, enthält einen runden Kern und läuft proximalwärts in feine Fasern aus, die aber auf Schnitten nur sehr unvollkommen in der Masse der übrigen Zellen zu verfolgen sind. Die Zellen sind sind sehr klein, und das äußerst feine distale Zellende ist nur mit stärksten Vergrößerungen und bei sehr scharfem Zusehen zu beobachten. Es gelang auch, solche Zellen auf der Mundscheibe zu finden (Fig. 9, Taf. XXX *s*).

Auf Macerationspräparaten sind sie nicht leicht nachzuweisen, und zwar deshalb, weil es schwer ist, sie von Ganglienzellen zu unterscheiden. Meistens ist man unsicher, ob wir eine Ganglienzelle mit einem abgerissenen Fortsatz vor uns haben oder eine echte Sinneszelle (z. B. Fig. 1 *s*, Taf. XXIX). Doch könnten die Zellen s_{1-4} auf Fig. 1, Taf. XXIX solche Sinneszellen sein. Die Zelle s_2 war noch in Verbindung mit einer Deckzelle, wodurch ihre epitheliale Lage bewiesen wird; ihr proximales faserartiges Ende verzweigte sich. In dem distalen Ende der Zelle s_4 konnte man zwei Teile unterscheiden: das eigentliche feine distale Zellende und ein darauf sitzendes, noch feineres Sinneshärchen; ob letzteres typisch ist, gelang mir wegen der Schwierigkeit der Beobachtung nicht festzustellen.

Beziehungen der Sinneszellen zu den Nesselzellen. Es fällt auf, daß solche Zellen mit einem feinen, aus dem Epithel herausragenden distalen Ende (oder Sinneszellen, wie ich sie nenne), auf

Schnitten meist in der Nachbarschaft von Nesselzellen gefunden werden, sie liegen den letzteren dicht an; ihr distales Ende läuft parallel den Konturen der Nesselzellen, und manchmal krümmt sich ihr Ende, aus dem Epithel heraustretend, über eine solche Nesselzelle (Fig. 3 s^1, Fig. 4 *s*, Taf. XXIX). Das habe ich sowohl auf den Tentakeln als auch auf der Mundscheibe beobachtet (Fig. 9 *s*, Taf. XXX). Aus diesem Grunde bin ich geneigt, auf innige Beziehungen beider Zellarten zueinander zu schließen. Doch welcher Art könnten diese Beziehungen sein? Die Nesselzellen haben kein Cnidocil, außerdem liegt der größte Teil der Nesselzellen in der Tiefe des Epithels; sie können also nicht selbständig äußere Reize percipieren. Die Reize, welche die Nesselkapsel zur Entladung veranlassen, dürften ihnen daher vermutlich durch die Sinneszellen zugeführt werden. Damit dies in vollkommenster Weise geschieht, muß es von Vorteil sein, wenn sich möglichst viele Nesselzellen um eine Sinneszelle gruppieren; in diesem Fall kann eine und dieselbe Sinneszelle mehrere Nesselzellen zugleich und auf kürzestem Wege innervieren, ohne daß die Fortsätze dabei übermäßig lang zu sein brauchten. In der Tat finden wir oft um eine Sinneszelle mehrere Nessel- und Drüsenzellen zu einer Gruppe vereinigt (Fig. 3 *s*, Taf. XXIX). Solch gruppenweises Vorkommen der Zellen ließe sich erklären durch die Annahme, daß die Sinneszellen mit ihren Fortsätzen sich mit andern Epithelzellen, in erster Linie mit Nesselzellen verbinden. Bei der Lockerung des Epithels während der Fixation, infolge der krampfhaften Kontraktion des Polypen, fallen viele Nesselzellen heraus, während gerade solche durch Nervenfortsätze der Sinneszellen zu einer Gruppe verbundene Zellen zurückbleiben. Daß wirklich solche Verbindungen zwischen den Sinneszellen und Nesselzellen existieren, konnte ich nicht sicher feststellen, wohl wegen der Kleinheit der Zellen und der außerordentlichen Zartheit ihrer Fortsätze. Es gelang mir nur, einige Nesselzellen auf Macerationspräparaten wie auf Schnitten zu beobachten, von welchen eine feine Faser abging, möglicherweise eine Nervenfaser; dieselbe entsprang in einigen Fällen von einem Pole, in andern seitlich von der Zelle. Bei einigen solchen Nesselzellen war zugleich der Nesselfaden herausgeschleudert (Fig. 1 n_1, Taf. XXIX), was sicher erwies, daß der beobachtete feine Fortsatz kein Nesselfaden war.

Die Kleinheit der histologischen Elemente, sowie sonstige Schwierigkeiten der Beobachtung erlaubten auch nicht festzustellen, wie die Ganglienzellen die Epithel- oder Muskelzellen innervieren. Wenn auch eine Verbindung der beschriebenen Nervenelemente mit Epithel-

zellen existiert, könnten sie bei der Zartheit der Fortsätze auf Macerationspräparaten kaum bestehen bleiben, besonders da man zum Auseinanderbringen der Zellen auf das Deckgläschen klopfen muß. Auf Fig. 1 g_2, Taf. XXIX ist eine Ganglienzelle abgebildet; ein Fortsatz derselben verzweigt sich, und von diesen Verzweigungen umsponnen liegt eine Nesselzelle; wir sehen daraus wenigstens, daß die Nesselzellen die beste Möglichkeit haben, von Ganglienzellen direkt innerviert zu werden. Eine andre Ganglienzelle (Fig. 1 g_3) hatte einen ziemlich kurzen Fortsatz, welcher auf dem Präparate über den Muskelfasern gelegen war und sich in mehrere Verzweigungen teilte, von denen vielleicht jede bestimmt ist, eine Muskelfaser zu innervieren.

Ich habe schon gezeigt, daß die Nervenfaserschicht besonders an den Stellen stark entwickelt ist, wo sich die Muskelfasern reichlich finden. Auf Flächenschnitten durch das orale Tentakelectoderm sehen wir weitere interessante Details (Fig. 5, Taf. XXIX); man kann nämlich außer den sich kreuzenden Nervenfasern, welche einen dichten Plexus über den Muskelfasern bilden (*np*), einzelne feine Fasern wahrnehmen, die den Muskelfasern parallel ziehen. Das tritt besonders gut hervor, wenn die Muskelfasern, infolge der Unebenheit der Tentakelfläche, nur von Strecke zu Strecke getroffen sind; wo die kontinuierliche Muskelfaserschicht auf diese Weise unterbrochen erscheint, sehen wir an ihrer Stelle äußerst feine, unter sich und den Muskelfasern parallel verlaufende Nervenfasern (*nf*). Es ist aber unmöglich festzustellen, ob sie über, zwischen oder unterhalb der Muskelfasern verlaufen. Offenbar haben diese Nervenfasern, bzw. die Ganglienzellen, zu welchen sie gehören, die Aufgabe, die Muskelzüge auf ihrer ganzen Länge zu begleiten.

Außer den bis jetzt beschriebenen Elementen des Epithels, d. h. Deck-, Nessel-, Drüsen-, Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen, kommen in der Tiefe des Epithels noch große, in die Länge gezogene Zellen vor, die zuweilen mit kurzen Fortsätzen versehen sind (Fig. 3, Taf. XXIX, in der Mitte der Figur, unterhalb des Buchstaben *d*), und deren Funktion unsicher erscheint. Außer an den Tentakeln und Tentakelfiederchen finden sie sich regelmäßig auch an andern Körperteilen, der Mundscheibe und dem Mauerblatt. Schließlich finden sich in der Tiefe des Tentakelectoderms in großer Menge kleine Zellen, aus denen wohl die Nesselzellen hervorgehen (Fig. 1 *f*, Taf. XXIX).

Aborale Fläche der Tentakel. Wenden wir uns nun zum Studium der aboralen Tentakelfläche. Dieselbe ist von ähnlichen

Deckzellen bedeckt (Fig. 2 d_1, d_2, Taf. XXIX). Das Ectoderm ist etwas höher als auf der Oralseite und voll von Nesselzellen. Hier und da kann man auch Drüsenzellen beobachten. Außer den oben beschriebenen Nesselzellen kommen in der Medianlinie (Fig. 6 *Mbr*, Taf. XXIX) noch größere Nesselzellen vor (Fig. 2 *N*, Taf. XXIX), die charakteristisch für das Mauerblatt sind und, von diesem ausgehend, der Medianlinie der aboralen Tentakelfläche folgend, in Form eines schmalen Streifens auf die Tentakel heraufsteigen. Die nähere Beschreibung dieser Nesselzellen folgt im Abschnitt über das Mauerblatt. Die Muskelfasern sind auf der aboralen Tentakelwand schwächer entwickelt; man findet hier nur einzelne, über die ganze Fläche gleichmäßig verteilte, weit voneinander entfernte Längsmuskelfasern. An der Tentakelbasis jedoch bleibt die Medianlinie der Aboralfläche frei von ihnen, da die Muskelfasern gegen die Tentakelbasis zu allmählich zu beiden Seiten der Medianlinie auseinander weichen (Fig. 6, Taf. XXIX).

Auch auf der aboralen Tentakelfläche konnte ich eine Sinneszelle vollkommen deutlich beobachten (Fig. 2 *s*, Taf. XXIX). Dieselbe hatte ein haarfeines, etwas gekrümmtes und aus dem Epithel herausragendes Distalende, einen spindelförmigen, den Kern enthaltenden Zellkörper und ein fein ausgezogenes, zwischen den Nesselzellen versteektes proximales Ende. Sie fand sich fast in der Medianlinie und etwa in der Mitte des Tentakels.

Eine Nervenfaserschicht der Art, wie wir sie auf der oralen gesehen haben, ist im Ectoderm der Aboralfläche nicht vorhanden. Nur längs jeder Reihe der Tentakelfiederchen, und zwar in ihrer unmittelbaren Nähe, gelingt es, bei sorgfältigem Suchen im aboralen Ectoderm, wenn es auf einem Tentakellängsschnitt in der Fläche getroffen wird, zwischen den Nessel- und andern Epithelzellen Nervenfasern in geringer Menge nachzuweisen. (Wegen Platzmangel gebe ich keine besondere Abbildung dieser Stelle. Das Ectoderm hat hier etwa das Aussehen wie auf Fig. 8, Taf. XXX). Zwischen den Ansatzstellen der aufeinander folgenden Tentakelfiederchen einer Reihe konnte man sie auf solchen Schnitten ebenfalls wahrnehmen. Jedenfalls aber sind hier Nervenzellen in viel geringerer Zahl vorhanden als auf der Oralfläche; sie waren nur mit großer Mühe und auf einigen besonders günstigen Präparaten zu finden. Aus dem Umstand, daß diese Nervenfasern unmittelbar an der Basis der Tentakelfiederchen und über den Muskelfasern, welche zu den Fiederchen gehören, getroffen wurden, dürfen wir schließen, daß sie innige Beziehungen zu den Fiederchen haben

und augenscheinlich deren nervösen Zusammenhang mit der Tentakelachse bewirken.

Somit sehen wir, daß die Hauptmasse der Nervenzellen auf die Oralfläche der Tentakel beschränkt ist, wo das Ectoderm einen auf Schnitten als selbständige Schicht erscheinenden Nervenplexus besitzt. Gleichzeitig sind auch die längsverlaufenden Muskelfasern auf der oralen Fläche des Tentakels viel stärker entwickelt. Wenn dieser Zusammenhang zwischen Nervensystem und Muskulatur ohne weiteres klar ist, so ist anderseits auch leicht zu verstehen, warum die Tentakelmuskulatur gerade auf der Oralfläche stärker ist. Die Tentakel sind hauptsächlich Greiforgane und befördern die ergriffene Beute in den Mund, was eben durch die stärkere Muskulatur der Oralfläche begünstigt wird. Ebenso wird die rasche Zusammenkrümmung der Tentakel gegen die Mundscheibe, welche bei der Kontraktion der Polypen stattfindet, auch durch die Muskulatur der oralen Tentakelfläche hervorgerufen. Die Krümmung der Tentakel in entgegengesetzter Richtung, d. h. gegen das Mauerblatt, geschieht viel weniger rasch und wird außerdem weniger durch die aborale Muskulatur als durch das Eintreiben der Gastralflüssigkeit in die hohlen Tentakel bewirkt.

Tentakelfiederchen. Die Tentakelfiederchen wiederholen in ihrem morphologischen und histologischen Bau vollkommen den Tentakelstamm. Sie sind hohl; ihr Ectoderm besteht aus denselben Deck- und Nesselzellen; auch sie sind mit längsverlaufenden ectodermalen Muskelfasern versehen.

Da die Muskelzellen des Tentakelstamms so innige Beziehungen zu Nervenzellen zeigen und die Übereinstimmung in Bau und Funktion für Stamm und der Fiederchen so groß ist, so müssen wir wohl annehmen, daß auch im Ectoderm der Fiederchen Nervenzellen vorkommen. Doch gelang es mir nicht, sie hier mit Sicherheit nachzuweisen. Obgleich man über den Muskelfasern oft eine feine Körnelung findet, so konnte ich doch nicht bestimmt nachweisen, daß sie von Nervenfasern herrührt.

Es könnte sein, daß die Ganglienzellen der Tentakelfiederchen gleichmäßiger als auf dem Tentakelstamm auf dem ganzen Querschnitt zerstreut sind und keine selbständige Nervenschicht bilden; einzelne Ganglienzellen aber mit so feinen Fortsätzen waren auf Schnitten in der Masse der Nesselzellen unmöglich zu beobachten. Es kann auch nicht erstaunen, daß die Fiederchen weniger reich an Nervenzellen sind als der Tentakelstamm. Letzterer muß doch als Zuleitungsbahn

für sämtliche Fiederchen dienen, steht also zu ihnen etwa in dem Verhältnis wie ein Fluß zu seinen Nebenflüssen. Außerdem ist die Muskulatur des Tentakelstamms, welche den Stamm nebst den sämtlichen Fiederchen zusammenziehen muß, viel stärker und wohl auch energischer kontraktionsfähig und muß somit auch stärker mit Nervenzellen versehen sein als die Fiederchen, welche keine schnellen Bewegungen ausführen.

B. Mundscheibe.

Vergleich des Ectoderms der Mundscheibe mit dem der Tentakel. Es ist unmöglich, eine scharfe Grenze zu ziehen zwischen der Mundscheibe und den basalen Teilen der oralen Tentakelflächen. Die auf der Oralfläche der Tentakel verlaufenden Längsmuskelfasern endigen an verschiedenen Stellen der Mundscheibe; einige ziehen ohne Unterbrechung durch die ganze Mundscheibe bis zum Mund (Textfig. 1, S. 508). In seiner histologischen Beschaffenheit gleicht das Ectoderm vollkommen dem der Tentakel. Dieselben Deckzellen bilden die äußere Fläche (*d*, Fig. 3, 9, Taf. XXX), unter welchen in ebenso großer Menge dieselbe Art von Nesselzellen liegt. Wir finden auch hier die mit Boraxkarmin sich färbenden Drüsenzellen (*dr*, Fig. 3 und 9, Taf. XXX); ebenso ganz ähnliche Sinneszellen in entsprechenden Lagebeziehungen zu den Nesselzellen wie auf den Tentakeln (*S*, Fig. 6 und 9, Taf. XXX). Endlich findet sich im Ectoderm eine typische Nervenfaserschicht (*nf*, Fig. 6, Taf. XXX), in der schon auf Schnitten Ganglienzellen zu erkennen sind (*g*, Fig. 6).

Wie man aus den Fig. 2, 6, 9, Taf. XXX ersieht, ist die Nervenfaserschicht (auf Fig. 2 mit blauer Farbe angedeutet) besonders an einigen Stellen der Mundscheibe, die weiter unten beschrieben werden, sehr stark entwickelt. Mit großer Deutlichkeit können wir in ihr die einzelnen Nervenfasern unterscheiden.

Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten. Das Studium der Macerationspräparate liefert weitere Bestätigungen in dieser Hinsicht. Auf Macerationspräparaten der isolierten Mundscheibe überzeugt man sich, welch reichen Nervenplexus die Ganglienzellen hier bilden. Bei noch nicht sehr weit gegangener Maceration fallen von der Stützlamelle zusammenhängende Epithelstücke ab, die von Nervenfasern wie umsponnen erscheinen. Wenn die Maceration weiter geführt wird, erhält man durch vorsichtiges Klopfen auf das Deckgläschen Ganglienzellengeflechte frei von Epithelzellen. Ich konnte bloßgelegte Nervenfasergeflechte beobachten, die nur aus

Nervenfasern und Ganglienzellen bestanden, und eine recht ansehnliche Fläche bedeckten. Fig. 7, Taf. XXX zeigt von einem ähnlichen Geflecht wegen Raummangel nur einen kleinen Teil. In demselben unterscheiden wir deutlich einzelne Ganglienzellen (*g*) und ihre Fortsätze, die zum Teil im Fasergeflecht verlaufen, zum Teil aus demselben heraustreten.

Es gelingt auch vollkommen isolierte Ganglienzellen in beliebiger Menge zu finden. Dieselben erscheinen denen der Tentakel ganz ähnlich (Fig. 7, Taf. XXX), d. h. sobald man sie unter dem Deckgläschen bewegen und drehen kann, sind multipolar, meist mit drei oder vier sehr langen, feinen, verzweigten und varicösen Fortsätzen. Alle Nervenfasern, die auf den Präparaten mehr oder weniger dichte Geflechte bilden, oder auch einzeln gefunden werden, sind ebenso varicös, fein und von demselben Aussehen wie die Fortsätze der Ganglienzellen, weshalb kein Zweifel bestehen kann, daß die Fasergeflechte aus Ganglienzellfortsätzen hervorgehen.

Verteilung der Nervenzellen. Die Mundscheibe ist demnach mit Nervenzellen reichlich versehen, und das Studium der Macerationspräparate ruft den Eindruck hervor, daß alle Teile der Mundscheibe Nervenzellen besitzen. Um ihre Verteilung genauer zu studieren, müssen wir uns jedoch zu den Schnittserien wenden.

Man erhält leicht bei guter Orientierung einige Querschnitte durch den Polypen, welche die Mundscheibe in der Fläche treffen. Fig. 1, Taf. XXX stellt einen solchen Querschnitt im Niveau der Mundscheibe schematisch dar. Die Figur ist so kombiniert, daß gewisse Octanten *A* und *B* Schnitte der Mundscheibe in verschiedenem Niveau und bei verschiedenen Kontraktionszuständen zeigen. Die Regionen der Mundscheibe, welche zwischen zwei Septen liegen, sind etwas emporgewölbt, weshalb die Scheibe längs den Ansatzstellen der Septen rinnenartig vertieft ist. Auf einem gewissen Querschnitt werden daher nur die Ansatzstellen der acht Septen und das diese Stellen bedeckende Ectoderm der acht Rinnen vom Messer getroffen werden, während die gewölbten, zwischen den Septen liegenden Mundscheibenpartien (also der größte Teil der Scheibenfläche) abgetragen sind. Einen solchen Schnitt zeigt die rechte Hälfte (*A*) der Fig. 1, Taf. XXX, und auf solchen Schnitten ist der Nervenplexus der Mundscheibe gut zu beobachten (auf der Figur mit blauer Farbe angedeutet). Man findet nämlich im Ectoderm, welches über den Ansatzstellen der Septen und seitlich davon die Mundscheibe bedeckt, viele Nervenfasern. Wenn der Schnitt die tiefere Schicht des Ectoderms getroffen hat, findet man im Ectoderm keine

Nesselzellen mehr, sondern allein den Nervenplexus, welcher ja die tiefste Region des Epithels einnimmt.

Doch beobachtet man Nervenfasern nicht in der ganzen Ausdehnung der Ansatzlinien der Septen. Gegen den peripheren Rand der Mundscheibe verschwinden sie aus dem Ectoderm; man findet hier in allen Höhen des Epithels nur Nesselzellen in großer Menge, während die Nervenfaserschicht fehlt, soweit man feststellen kann (die Grenze, bis zu welcher die Nervenfaserschicht reicht, liegt auf der Fig. 1, Taf. XXX bei *x*).

Es fragt sich nun, ob auch auf der, zwischen den Septen liegenden übrigen Mundscheibenfläche Nervenfasern vorhanden sind. Dies ist weniger leicht nachzuweisen. Wenn jedoch bei gewissen Kontraktionszuständen der Polypen auch diese Stellen der Mundscheibe in der Fläche getroffen werden (ein solcher Fall ist z. B. auf der Fig. 1, Taf. XXX bei *z* angedeutet), so können wir im Ectoderm ebenfalls eine Nervenschicht sehen. Hier ist sie aber weniger stark entwickelt; die Nervenfasern sind mit Nessel- und ändern Epithelzellen gemischt — ein Beweis, daß die Nervenschicht hier keine genügend dicke Schicht im Epithel bildet, um vom Messer auf eine größere Strecke allein getroffen und bloßgelegt zu werden, im Gegensatz zu dem, was wir an den erst beschriebenen Stellen fanden.

Es fällt auf, daß in dem Plexus über den Ansatzstellen der Septen die Fasern vorzugsweise parallel zueinander in der Richtung vom Mund zum Scheibenrand verlaufen; in dem Nervenplexus der übrigen Mundscheibenfläche dagegen konnte ich dies nicht beobachten; vielmehr scheinen die Nervenfasern hier in verschiedenen Richtungen, sich kreuzend zu verlaufen.

Jedenfalls aber ist die ganze Mundscheibe mit einer Nervenschicht versehen. Es gelingt nicht, Stellen zu finden, wo sie sicher und vollständig fehlte.

Die beschriebenen Flächenschnitte orientieren über die Verbreitung der Nervenschicht auf der Mundscheibe, dagegen zeigen sie wenig histologische Details, weshalb ich nur eine schematische Figur von ihnen gebe. Um das, was von dem Nervensystem der Mundscheibe bemerkt wurde, aber durch naturgetreue Abbildungen zu beweisen, sollen in andern Richtungen geführte Schnitte dienen.

Die halbschematische Fig. 2, Taf. XXX zeigt den Längsschnitt eines Polypen, der genau in der Fläche eines Septums geführt wurde; die Figur zeigt nur die rechte Hälfte des Schnittes; die linke Hälfte, welche durch das Lumen des Schlundrohres (*Mr*) getrennt ist, wurde

weggelassen. Links ist der Schnitt durch das Epithel des Schlundrohres (*Mr*), oben durch das der Mundscheibe (*Pr*) und rechts durch das des Mauerblatts (*Mbl*) begrenzt. Das sehr charakteristische, aus hohen und dünnen Zellen bestehende Epithel des Schlundrohrs tritt aus der Mundöffnung etwas heraus, um sich auf der Mundscheibe als ein ziemlich breiter Ring um den Mund auszubreiten. Wie die Figur zeigt, ist dies Epithel scharf von dem der Mundscheibe abgesetzt (bei *x*). Die Nervenfaserschicht ist auf solchen Schnitten besonders gut schon bei schwacher Vergrößerung wahrzunehmen, wie die Fig. 2, Taf. XXX zeigt, als eine blaue Linie, wenn mit Bleu de Lyon gefärbt, als eine dunkle bei Osmiumsäureschwärzung. Die Nervenschicht setzt sich ohne Unterbrechung in das Epithel des oberen Teils des Schlundrohres fort, längs den Anheftungslinien der Septen, und ist hier sogar besonders stark.

Auf Fig. 6, Taf. XXX ist das Ectoderm der Mundscheibe, welches auf Fig. 2, Taf. XXX bei schwacher Vergrößerung dargestellt ist, mit Ölimmers. 2 mm und Komp. Ocul. 6 (mit Hilfe des Zeichenapparates) abgebildet. Die Stelle der Fig. 6 entspricht auf Fig. 2 etwa der zwischen *x* und *Pr*. Die Muskelfasern am unteren Rand dieser Figur entsprechen der Ansatzstelle des Septums an die Mundscheibe, wobei der sehr dünne Schnitt nur die eine Fläche des Septums darstellt, nämlich die von längsverlaufenden Muskelfasern bedeckte.

Die Figur zeigt, wie dick die Nervenschicht (*nf*) an solchen Stellen sein kann. Man kann deutlich die einzelnen sie zusammensetzenden Fasern unterscheiden. Dazwischen können auch Ganglienzellen (*g*) wahrgenommen werden und selbst die von ihnen ausgehenden Fortsätze kann man eine Strecke weit verfolgen. Es fällt weiter auf, daß sich die einzelnen Fasern auf lange Strecken verfolgen lassen, woraus hervorgeht, daß sie einander parallel, und zwar in der Ebene des Septums verlaufen, was schon auf Flächenschnitten festzustellen war, wie oben beschrieben wurde.

Über den Ansatzstellen der Septen treffen wir auf solchen Schnitten im Ectoderm spindelförmige Sinneszellen (*s*, Fig. 6), welche an ihrer schlanken Form erkennbar sind, selbst dann, wenn ihr distales, außerordentlich feines, hervorragendes Ende nicht deutlich wahrzunehmen ist.

Nur diejenigen Schnitte, welche, wie Fig. 6, durch die Ansatzstelle eines Septums gehen, zeigen die Nervenschicht so dick; die benachbarten, welche durch die übrigen Regionen der Scheibe gehen, besitzen eine dünnere Schicht. Noch überzeugender tritt dies aber auf Längsschnitten hervor, welche senkrecht zu der Ebene eines Septums geführt

sind (also parallel der Linie *a b* auf Fig. 1, Taf. XXX). Fig. 9, Taf. XXX zeigt die Ansatzstelle eines Septums (*Spt*) von einem solchen Schnitt bei starker Vergrößerung. Wir sehen deutlich die rinnenartige Vertiefung der Mundscheibe längs der Anheftung des Septums der Quere nach getroffen. Auf einem solchen Schnitt ist klar zu bemerken, daß die Nervenschicht (*nf*) am Grunde der Rinne besonders stark entwickelt ist, viel stärker als auf der übrigen Mundscheibe. Auf dem abgebildeten Schnitt liegt die Hauptmasse der Nervenfasern höher im Epithel, als es im Leben der Fall ist, da das ganze Epithel samt der Nervenschicht bei der Fixation und der dabei stattgefundenen krampfhaften Kontraktion des Polypen von der Stützlamelle abgerissen wurde.

Bei genau in der angegebenen Weise geführten Schnitten erscheinen die Nervenfasern über der Ansatzlinie des Septums als Pünktchen, was beweist, daß alle Nervenfasern quergeschnitten sind, und daß sie also in der Tat einander parallel ziehen, und zwar längs der Ansatzlinie des Septums vom Mund zum Scheibenrand, wie schon früher hervorgehoben wurde. Es macht sogar den Eindruck, als ob sie hier, über der Ansatzlinie des Septums, zu einem Bündel vereinigt wären. Dagegen finden sich im Ectoderm zu beiden Seiten des Septums viel weniger Nervenfasern. Sie breiten sich hier über die quergeschnittenen Muskelfasern (*m*) aus. Es macht ziemlich viel Mühe, sie nachzuweisen, weil sie nur eine dünne Schicht bilden, die von den übrigen Epithelelementen nicht scharf abgesetzt ist.

Das Ectoderm längs der Ansatzlinie des Septums gleicht dem der übrigen Stellen der Mundscheibe. Auch hier (dieselbe Fig.) finden wir Sinnes- (*S*) und Drüsenzellen (*dr*). Letztere sind an den Seiten der Septen reichlicher als auf der übrigen Mundscheibe. Der größte Teil der Sinneszellen, die ich auf der Mundscheibe sah, wurden ebenfalls in der Nähe und an den Seiten der Septen gefunden. Es scheint, daß sie hier in der Tat reichlicher sind. Doch läßt sich dies nicht sicher behaupten, weil die Sinneszellen zu schwer nachzuweisen sind, um ihre Zahl auf diesen oder jenen Schnitten sicher zu vergleichen; besonders schwer sind sie namentlich auf der Mundscheibe zwischen den Septen zu finden, weil die Scheibenfläche hier gewölbt und das Ectoderm hier meist schief getroffen ist, wobei die distalen Enden der Sinneszellen, an welchen man sie ausschließlich erkennen kann, weggeschnitten wurden.

Aus der Betrachtung der Fig. 2, Taf. XXX ersehen wir, daß die Nervenschicht der Mundscheibe längs der Anheftungslinien der Septen

und zwischen den Tentakelbasen nicht bis zum Rand der Mundscheibe verläuft, sondern etwa am Beginn des letzten Viertels oder Fünftels des Radius aufhört. Das gleiche konnten wir auch auf den Flächenschnitten (Fig. 1, Taf. XXX, bei *x*) konstatieren. Das ectodermale Epithel ist in dieser Randregion der Scheibe etwas höher und besonders stark von Nesselzellen erfüllt (Fig. 2, Taf. XXX); es ähnelt in dieser Beziehung der aboralen Tentakelfläche. Daß auch in dieser Region einzelne Ganglienzellen vorkommen, kann man kaum bezweifeln; aber sie sind hier eben nicht so zahlreich, um mit ihren feinen Fortsätzen durch Verdrängung der Nesselzellen in die oberen Schichten des Epithels eine selbständige Nervenfaserschicht zu bilden; ebensowenig wie es auf der aboralen Tentakelfläche und den Tentakelfiederchen der Fall ist.

Dagegen ist es mir gelungen, am äußersten Rande der Mundscheibe, wo sie in das Mauerblatt umbiegt (Fig. 2, Taf. XXX), Nervenfasern (auf Fig. 2 zwischen den Buchstaben *a* und *b* mit blauer Farbe angedeutet) deutlich nachzuweisen, und zwar über den hier vorhandenen Muskelfasern; letztere gehören zu denjenigen Muskelzellen, welche von einem Tentakel auf den benachbarten übergehen, indem sie den zwischen zwei Tentakeln liegenden Mundscheibenrand durchqueren. Auf Fig. 3, Taf. XXX ist dieselbe Region bei stärkerer Vergrößerung abgebildet; über den Querschnitten der erwähnten Muskelfasern bemerkt man einige zarte Nervenfasern (*nf*). Nur auf sehr günstigen Präparaten gelingt es, dieselben klar zu beobachten; es gehört dazu sehr gute Konservierung der Tiere, wobei jedoch das Ectoderm etwas gelockert sein muß, damit die Nervenfasern als solche unzweideutig hervortreten. Zwischen den Fasern konnte ich einige Male Kerne beobachten (dieselbe Figur). Wegen ihrer Lage in dem Fasergeflecht und wegen dem Mangel des Protoplasmas um die Kerne, muß man wohl annehmen, daß sie zu Ganglienzellen gehören, da nur die Ganglienzellen einen so kleinen Zellkörper haben.

Die Richtigkeit des Gesagten kann man auf Schnitten kontrollieren, welche tangential zum Mundscheibenrand geführt werden; wir sehen dann im Ectoderm, welches den Mundscheibenrand zwischen den zwei benachbarten Tentakeln bedeckt, und welches auf solchen Schnitten natürlich von der Fläche getroffen ist, auf günstigen Päparaten ebenfalls deutliche Nervenfasern. Ein solcher Schnitt ist auf Fig. 8, Taf. XXX bei starker Vergrößerung abgebildet. Die Hohlräume (*TH*) links und rechts sind die Tentakelhöhlen. Die Deckzellen (*Ect*) begrenzen das Bild von oben und unten; an den übrigen Stellen des Schnittes sind sie weggeschnitten, weil der Mundscheibenrand

gekrümmt ist, wodurch die tieferen Schichten des Ectoderms bloßgelegt sind. In diesen sehen wir viele Nesselzellen und die großen, stark gefärbten Zellen, welche gewöhnlich auf Schnitten tief im Epithelgrunde getroffen werden; ferner die Muskelfasern (*m*), welche am Mundscheibenrand von einem Tentakel auf den andern übergehen und welche auf Fig. 3, Taf. XXX (*m*) quer getroffen waren. Über diesen Muskelfasern aber (Fig. 8) — und das ist, was uns hier besonders interessiert — verlaufen einige feine Nervenfasern; auch ein spindelförmiger Zellkörper ist zu erkennen (*g*), vermutlich eine Ganglienzelle, deren Fortsätze nur undeutlich zwischen den übrigen Zellen zu verfolgen sind.

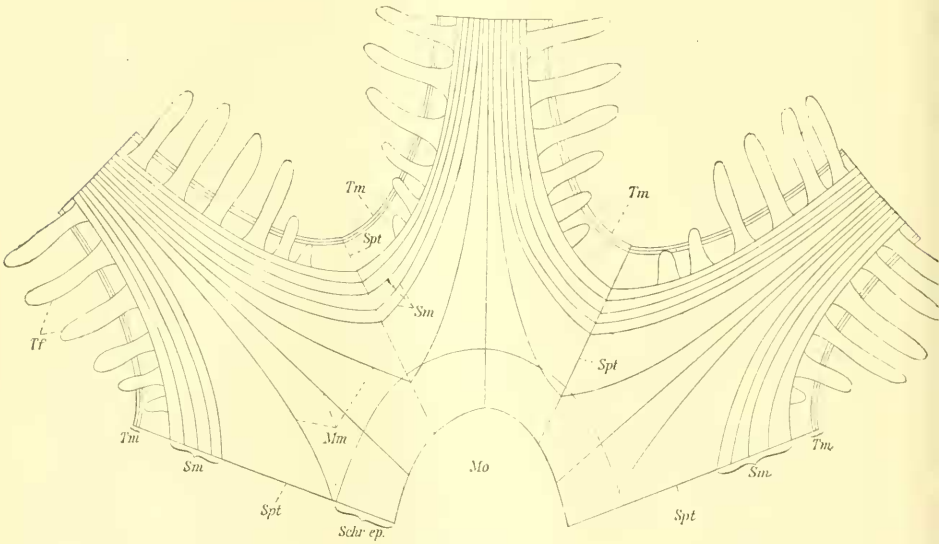
Es ist wohl unzweifelhaft, daß die beschriebenen Nervenfasern speziell der Innervation der den beiden benachbarten Tentakeln gemeinsamen Muskelfasern dienen, denn sie finden sich nur unmittelbar über diesen und fehlen, so weit die Beobachtung ergab, in den angrenzenden Stellen der ectodermalen Fläche.

Erklärung der Verteilungsart der Nervenelemente auf der Mundscheibe. Die Tatsache, daß die Nervenschicht auf der Mundscheibe besonders stark längs der Linie der Anheftung der Septen entwickelt ist und die weitere, daß die Nervenfasern längs dieser Linie einander parallel vom Mund zum Mundscheibenrand verlaufen, zeigen uns, daß wir auf der Mundscheibe längs der acht Septenlinien sozusagen nervenleitende Straßen vor uns haben. Ihnen fällt offenbar die Aufgabe zu, die Nervenreize vom Mund zum Mundscheibenrand, oder umgekehrt, zu leiten, im Gegensatz zu der übrigen Mundscheibenfläche, auf welcher der Nervenplexus, wie wir es fanden, weniger stark entwickelt ist und wo die Nervenfasern einen gekreuzten Verlauf zeigen.

Eine Erklärung für diesen Nervenverlauf, glaube ich, wird gegeben durch die Art, wie die ectodermalen Muskelfasern auf den Tentakeln und auf der Mundscheibe verlaufen und sich verteilen. Schon für die Tentakel fanden wir, daß die Verteilung der Nervenelemente auf das innigste mit der Verteilung der Muskelfasern zusammenhängt, indem die orale Tentakelfläche, auf welcher die Hauptmasse der Längsmuskelfasern verläuft, auch die Hauptmasse der Nervenfasern, einen reichen Nervenplexus in ihrem Ectoderm aufweist. Ganz ähnliche Beziehungen zwischen dem Muskel- und Nervensystem beobachtet man auf der Mundscheibe.

Die längsverlaufenden ectodermalen Muskelfasern, welche in den

distalen Teilen der Tentakel die Oralfläche gleichmäßig bedecken, teilen sich gegen die Tentakelbasis hin (Fig. 1 *c*, Taf. XXX und besonders Textfig. 1) in zwei seitliche starke Züge (Textfig. 1 *Sm*), indem zwischen ihnen nur wenige schwache Muskelfasern in der Medianlinie geradlinig bis zum Mund herabsteigen (Fig. 1 *c*, Taf. XXX, Textfig. 1 *Mm*). Die seitlichen starken Muskelzüge aber, welche immer dicht an die beiden Fiederchenreihen (Textfig. 1 *Tf*) angeschmiegt auf die Mundscheibe herabziehen, wenden sich mehr und mehr von der Medianlinie nach rechts und nach links, bis sie die beiden benachbarten Septallinien



Textfig. 1.

Schema der Muskulatur der Mundscheibe und der Tentakel. Näheres im Text.

(Textfig. 1 *Spt*) erreichen. An diesen Linien stoßen diese seitlichen Muskelzüge der beiden benachbarten Tentakel in etwas verschiedener Entfernung von der Mundöffnung zusammen, ohne jedoch ineinander überzugehen.

Wir fanden nun, daß längs diesen Septallinien auch die Nervenschicht besonders stark entwickelt ist. Die Bedeutung dieser Einrichtung liegt auf der Hand. Ein starker Strom von Nervenfasern (Taf. XXX, Fig. 1 *A*, bei der Linie *ab* — blaue Farbe zwischen den Muskelfasern) verläuft also zwischen den zusammenstoßenden Enden der beiden Muskelzüge, welche zu den zwei benachbarten Tentakeln gehören, zum Teil diese Muskelenden trennend, zum Teil sie bedeckend. Auf diese Weise werden zwei benachbarte Tentakel auf dem direktesten

Wege innerviert und zwar beide Tentakel durch eine und dieselbe Reizleitung. Dadurch, glaube ich, wird Ersparnis an Zeit und Material erzielt, indem für 16 seitliche Muskelzüge nur acht Nervenfaserzüge notwendig sind, Nervenfaserzüge, die dazu nur einen kurzen Verlauf zu haben brauchen. Diese seitlichen Muskelzüge der Tentakel spielen aber bei der Bewegung der Tentakel eine sehr große Rolle, worauf schon ihre Stärke hinweist.

Beim Ergreifen der Beute muß es oft vorkommen, daß ein Tentakel dem andern zu Hilfe kommt und beide mittels der starken seitlichen Muskelzüge sich gegeneinander krümmen, um dann die ergriffene Beute durch gemeinsame Anstrengung in die Mundöffnung zu befördern. Damit diese Bewegungen der zwei benachbarten Tentakel möglichst koordiniert sind, ist vielleicht der Umstand, daß sie durch eine und dieselbe Reizleitung ausgelöst werden, von besonderem Vorteil.

Es ist auch recht begreiflich, warum die längs der Ansatzlinie des Septums hinziehenden, reizleitenden Straßen vom Mund ausgehen. Die Tentakel müssen in ihren Bewegungen nicht nur untereinander, sie müssen auch mit den Bewegungen der Mundöffnung auf das strengste koordiniert sein, wenn die durch die Tentakel ergriffene Beute in den Mund befördert werden soll. Das Schlundrohr besitzt in der Tat in seinem obersten Teil eine starke Nervenschicht; außerdem tritt das typische Schlundrohrepithel mit seiner Nervenschicht aus der Mundöffnung heraus und breitet sich auf der Scheibe um den Mund herum aus (*Schr.ep* Textfig. 1), so daß auch ein starker Nervenplexus den Mund umgibt (auch Fig. 2, bei *x*, Taf. XXX). Von diesem circumoralen Teil des Nervensystems werden wohl die Bewegungen der Tentakel ausgelöst, indem die längs der Septallinien ziehenden Nervenstraßen der Mundscheibe die entsprechenden Reize den Tentakelmuskeln zuführen. Umgekehrt können dieselben Nervenzüge auch Reize, welche die Tentakel empfangen, dem circumoralen Teil des Nervensystems zuleiten.

Wir fanden, daß diese Nervenzüge der Septallinien nicht bis zum Scheibenrand reichen. Dies bestätigt meiner Ansicht nach die Vermutung, daß die in Rede stehenden Nervenzüge innige Beziehungen zu den Tentakelmuskeln haben. Denn sie passieren also in der Tat nur die Stellen, wo die starken seitlichen Tentakelmuskelzüge auf der Mundscheibe mit ihrem unteren Ende sich befestigen, und verschwinden gegen den Scheibenrand hin, wo auch keine oder wenige Muskelfasern endigen (vgl. Textfig. 1 und Fig. 2, Taf. XXX).

Der feine Nerv am Mundscheibenrand selbst gehört einem ganz

andern System der Tentakelmuskeln an, vermutlich denjenigen, welche nur in der älteren Arbeit von Pouchet et Myèvre richtig beschrieben und als »muscles intertentaculaires« bezeichnet wurden. Diese Muskelfasern (Textfig. 1 *Tm*) finden sich nicht oral, sondern aboralwärts oder nach außen von den Fiederchenreihen: sie laufen längs der Seiten der Tentakel, steigen von ihnen auf den Scheibenrand herab, durchqueren denselben bis zur Basis der benachbarten Tentakel, auf denen sie wieder emporsteigen. Die streng seitlichen Biegungen der benachbarten Tentakel gegeneinander werden also mittels eines für beide Tentakel gemeinsamen Muskelbands bewirkt. Alle andern Partien der Tentakelmuskulatur gehören nur je einem Tentakel an und zeigen keinen solchen Übergang in die Muskulatur der benachbarten Tentakel.

Bei *Alcyonium palmatum* fand ich das letzt beschriebene System der Tentakelmuskeln des Scheibenrands etwas abweichend. Es erhebt sich nämlich am Scheibenrand eine Leiste, so daß der Längsschnitt des Randes zwischen zwei Tentakeln einem Stuhl mit einer sehr niedrigen Lehne gleicht. Diese Leiste wird von der Gallerte und dem ectodermalen Epithel gebildet und enthält die »muscles intertentaculaires«. Diese Einrichtung hat wohl die Bedeutung, die Fläche des Scheibenrandes, auf welcher diese Muskeln verlaufen, zu vergrößern. Auf einem Flächenschnitt der Mundscheibe findet man in gewissem Niveau (Fig. 1, Taf. XXX), daß die Querschnitte (*c*) der Tentakelbasen nur durch starke Muskelfasern (m_1) untereinander verbunden sind; es ist eben diese, sich höher als die übrige Mundscheibenfläche erhebende Leiste.

Der Nervenstrang, der über diesen Muskeln am Mundscheibenrand hinzieht (Fig. 3 und 8, Taf. XXX), hat wohl die spezielle Aufgabe, diesen besonderen Teil des Tentakelmuskelsystems zu innervieren. Diese Nerven sind wahrscheinlich nur Teile von Nervenzügen, welche diese intertentakulären Muskeln in ihrem ganzen Verlauf von einem Tentakel auf die benachbarten begleiten.

C. Schlundrohr.

Das Innere des Schlundrohres wird von einem sehr charakteristischen Epithel ausgekleidet, das nach den embryologischen Befunden von Kowalewski, Marion, Wilson u. a. ectodermaler Natur ist. Es besteht aus sehr hohen (bis 35 μ) und schmalen Zellen.

Die Form seiner typischen Zellen. Die Form dieser Zellen ist auf Schnitten (Fig. 7, Taf. XXIX), noch besser jedoch auf Macera-

tionspräparaten (Fig. 5 *a*, Taf. XXX) festzustellen. Die schmalen Zellen sind zur Einlagerung des ovalen Kernes auf einer bestimmten Höhe spindelförmig erweitert. Der distal vom Kern gelegene Teil ist etwas dicker als der proximale. An ihrem distalen Ende trägt die Zelle eine sehr lange Cilie (bis 10 μ). Außer dieser langen Cilie konnte ich auf den meisten Zellen der Macerationspräparate noch eine oder zwei ganz kurze beobachten.

Unterhalb der Kernanschwellung ist die Zelle dünn, faserartig. Gewisse isolierte Zellen sind ebenso hoch wie das Epithel selbst und enden proximalwärts mit einer kleinen knopfartigen Anschwellung (wie die Zelle *Stz*, Fig. 5 *a*, Taf. XXX), mit welcher sie sich auf der Stützlamelle befestigen. Das proximale Ende andrer dagegen (Zelle *nz* und andre auf derselben Figur) setzt sich in eine lange und feine Faser fort. Dieselbe reißt meist wegen ihrer Zartheit beim Zerklopfen der Epithelstücke ab, weshalb es nicht festzustellen gelang, welche Länge sie in Wirklichkeit erreichen kann. Jedenfalls aber ist die Faser so lang, daß sie sich auf der Stützlamelle zwischen den basalen Enden der übrigen Zellen eine Strecke weit hinziehen muß. Einige zufällig besser erhaltene Zellen zeigten ferner, daß die Faser, in welche die genannten Zellen proximalwärts auslaufen, sich verzweigen und Varicositäten bilden kann (*nz*). Die erst beschriebenen, proximalwärts knopfartig endenden Zellen (*Stz*) müssen wir als Stützzellen des Epithels betrachten. Zwischen ihnen und den in eine Faser auslaufenden (*nz*) Zellen konnte ich keine weiteren Unterschiede bemerken. Da die Kernanschwellungen ziemlich breit, die übrigen Teile der Zellen dagegen sehr schmal sind, so müssen die Kerne auf verschiedenen Höhen des Epithels sich verteilen. Die Kernzone des Epithels ist infolgedessen ziemlich hoch; sie beginnt in einem gewissen Abstand von der Epitheloberfläche und geht fast bis zur Stützlamelle herab, ausgenommen die obere Region des Schlundrohres, wo sich zwischen der Kernzone und der Stützlamelle die Nervenschicht am Epithelgrunde ausbreitet (Fig. 7, Taf. XXIX, *nf*), wie wir weiter unten sehen werden.

Drüsenzellen. Die beschriebenen Zellen bilden den Hauptteil des Epithels. Außerdem treffen wir noch Zellen von kolbenartiger Form, deren distaler Teil halsartig ausgezogen ist und bis zur Epitheloberfläche reicht (Taf. XXIX, Fig. 7 dr_{1-3}). In andern Fällen ist nur der mittlere Teil der Zelle verjüngt, um den Kernanschwellungen der benachbarten Zellen Platz zu geben (Fig. 5 *a dr*, Taf. XXX). Der runde Kern liegt meist ganz basal im proximalen Ende der Zelle. Das Plasma dieser Zellen verhält sich verschieden: bald färbt es sich kaum

und hat ein maschiges Aussehen (dr_1 Fig. 7, Taf. XXIX), bald färbt es sich intensiv und erscheint grobkörnig (dr_3, derselben Figur); in andern Fällen endlich erscheint es gefärbt, aber homogen (dr_2). Offenbar haben wir es mit Drüsenzellen irgendwelcher Art zu tun, welche verschiedene Stadien der Entwicklung und der Entleerung ihres Inhaltes darbieten. Auf den Macerationspräparaten sind diese Zellen schwer zu finden, wohl deshalb, weil sie die Maceration und das Zerklopfen schlecht vertragen. Aus diesem Grunde ließ sich die Form und der Bau dieser Zellen nicht völlig klarstellen. Es schien manchmal, als ob von ihrem proximalen Ende auch feinste Fortsätze abgingen. Auf Fig. 5*a* *dr*, Taf. XXX ist eine isolierte Zelle abgebildet; ihrem distalen Ende war eine schmale Zelle von der oben beschriebenen Art, welche in eine feine Faser ausläuft, angelagert. Diese Zelle schien an ihrem distalen Ende mittels dreier kurzer, feiner und gekrümmter Fortsätze an die Drüsenzelle angeheftet.

Auf Schnitten (Fig. 7, Taf. XXIX) findet man in der Tiefe des Ectoderms noch große, rundliche Zellen, welche grobkörnig aussehen und sich intensiv färben (zwischen den Buchstaben dr_1 und dr_2). Möglicherweise sind dies unentwickelte Drüsenzellen.

Nervenschicht. Der obere Teil des Schlundrohres führt in der basalen Zone seines Epithels eine stark entwickelte Nervenschicht. An einigen Stellen (Fig. 2, blaue Farbe, Taf. XXX und Fig. 7 *nf*, Taf. XXIX) ist sie scharf von den übrigen Schichten des Epithels abgegrenzt, erreicht erhebliche Dicke und erscheint feinkörnig, oder auf günstigen Präparaten ganz deutlich aus feinen, wellig verlaufenden Fasern bestehend. Wenn die Masse der Nervenfasern sehr groß ist, erscheint die Schicht feinkörnig, wie auf unsrer Fig. 7, Taf. XXIX. Da, wo die Menge der Fasern nicht so groß, oder wo das Epithel gelockert ist und einige Zellen herausgerissen sind, treten die einzelnen Nervenfasern deutlicher hervor und lassen sich eine Strecke weit verfolgen. Bei den mit Osmiumsäure fixierten Tieren ist die Nervenschicht etwas geschwärzt.

Nervenfasern und Ganglienzellen auf Macerationspräparaten. Die Maceration bestätigt die Befunde. Man findet auf den Macerationspräparaten einen Plexus von äußerst feinen und langen Fasern (Fig. 5*b*, Taf. XXX). Dieselben haben das typische Aussehen und verlaufen zum Teil unter Kreuzung, zum Teil auch einander parallel; in letzterem Fall tritt ihre ansehnliche Länge deutlich hervor (Nervenfasern am unteren Rand der Fig. 5*b*). Dieser Plexus entspricht der Nervenschicht, welche wir auf Schnitten fanden. Da

viele Epithelzellen des Schlundrohres in eine lange, sich verzweigende Faser auslaufen, muß dieser Plexus zum Teil aus den Fasern dieser Epithelzellen bestehen.

Die Macerationspräparate zeigen ferner typische Ganglienzellen; so bemerkt man am oberen Rande der Fig. 5*b*, Taf. XXX eine solche (*g*). Dieselben sind, so weit ich es beobachten konnte, den Ganglienzellen der Tentakel und der Mundscheibe vollkommen ähnlich.

Über die nervöse Natur der Schlundrohrzellen. Es fragt sich, welcher Natur die Epithelzellen sind, die in Fasern auslaufen und dadurch zur Bildung der Nervenschicht beitragen. Es läßt sich nicht bezweifeln, daß sie nervöser Natur sind; denn die Faserschicht des Schlundrohres enthält, wie wir fanden, typische Ganglienzellen und steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Nervenschicht der Mundscheibe und der Tentakel (*S* z. B. Fig. 2, Taf. XXX), funktioniert also zweifellos als ein Teil des gesamten Nervensystems des Polypen.

Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen. Im oberen Teil des Schlundrohres ist die Nervenschicht nicht überall gleich stark entwickelt. Ihre größte Dicke erreicht sie längs den Anheftungslinien der Septen an das Schlundrohr, also ähnlich dem, was wir auf der Mundscheibe fanden. Von einer solchen Stelle ist die Fig. 7, Taf. XXIX genommen. Der Schnitt ist in der Ebene des Septums geführt und das Septum ist infolgedessen in der Fläche getroffen. Die dünne Lamelle des Septums zeigt uns alle ihre Schichten, d. h. die Längsmuskellage einer Seite (*Lm*), dann die Gallerte mit einer verzweigten Gallertzelle (*glz*), endlich die Quermuskellage (*Qum*) der andern Seite.

Die Entwicklung der Nervenschicht im unteren Teil des Schlundrohres. Den beschriebenen Bau hat das Epithel im oberen Drittel des Schlundrohres. In seinen unteren zwei Dritteln ist es im wesentlichen ebenso gebaut, nur läßt sich die Nervenfaserschicht nicht mehr nachweisen und die Zone der Kerne dehnt sich im Epithel bis zur Stützlamelle (Fig. 3, Taf. XXXI) aus; Drüsenzellen finden sich ebenfalls hauptsächlich im oberen Teil des Schlundrohres.

Fig. 2, Taf. XXXI zeigt einen Flächenschnitt durch den oberen Teil des Schlundrohres. Das Messer hat die Wand des Schlundrohres nicht genau in einer Schicht getroffen, sondern ist durch alle Schichten schräg durchgegangen. Auf diese Weise sind auf dem Schnitt die verschiedenen Schichten der Wand: Ectoderm, Gallerte und Entoderm zu

sehen. Am linken Rande der Figur erscheint das Ectoderm (*Ect*), der mittlere Teil zeigt die Gallerte (*gal*) und der rechte das Entoderm (*Ent*). Wenn wir die Figur von links nach rechts verfolgen, sehen wir, daß zunächst die Kernzone (*k*) des Ectoderms auftritt; weiter nach rechts folgen die tieferen Schichten des Ectoderms, vor allem die Nervenschicht (*nf*). Die letztere erscheint hier als ein Plexus feiner Fasern, zwischen welchen man auch Ganglienzellen (*g*) mehr oder weniger deutlich unterscheiden kann. Außerdem sieht man die großen, rundlichen Zellen (*dr*), die wir auf senkrechten Schnitten durch die Schlundrohrwand (s. Fig. 7, Taf. XXIX) ebenfalls in der Tiefe des Epithels fanden. Zwischen den Nervenfasern können wir einzelne Punkte wahrnehmen — das sind Querschnitte durch die faserartig dünnen proximalen Teile der Epithelzellen. Stellenweise sehen wir wieder Ansammlungen von Kernen (k^1) —, wo wieder die Kernzone des Epithels getroffen ist, infolge irgend einer Unebenheit in der Schlundrohrwand. Weiter nach rechts tritt die Gallerte auf, in welcher eine recht schöne Gallertzelle (*glz*) mit ihren Verzweigungen liegt. Indem das Messer tiefer in die Schlundrohrwand einschnitt, hat es endlich das Entoderm (*Ent*) erreicht und zwar zuerst die Schicht desselben, welche unmittelbar an der Stützlamelle liegt, — nämlich die zirkulären entodermalen Muskelfasern, und nur ganz am Rande des Schnittes sind auch die Teile derselben Muskelzellen getroffen, welche die Epitheloberfläche bilden.

Die Nervenschicht tritt also auf einem solchen Flächenschnitt durch das obere Drittel des Schlundrohres ganz deutlich hervor. Auf Flächenschnitten dagegen durch den tieferen Teil des Schlundrohres ist keine Nervenschicht zu finden. An den entsprechenden Stellen solcher Schnitte fand ich stets nur eine Menge von Pünktchen, — d. h. die Querschnitte durch die feinen proximalen Teile der Epithelzellen und die Ansatzstellen derselben an die Stützlamelle — dagegen keine Nervenfasern dazwischen.

Siphonoglyphe. Ist aber vielleicht die sogenannte Siphonoglyphe mit einer Nervenschicht versehen? In den unteren zwei Dritteln des Schlundrohres findet sich an der sogenannten Ventrallinie das eigentümliche Epithel der Siphonoglyphe, welches von dem übrigen Epithel durch außerordentlich starke Cilien sich auszeichnet, und das dazu dient, wie es verschiedene Forscher nachgewiesen haben, um die Flüssigkeit im Schlundrohr in bestimmter Richtung zu bewegen. Man könnte vermuten, daß dieses Epithel besonders reich mit Nervenzellen versehen sein müßte. Doch scheint dies nicht der Fall zu sein.

Die Kernzone reicht in ihm (Fig. 3, Taf. XXXI) bis zur Stützlamelle und Nervenfasern waren nicht nachzuweisen. Auch auf Flächenschnitten durch das Epithel der Siphonoglyphe konnte ich keine Nervenschicht finden. Ein Flächenschnitt durch die tieferen Schichten des Siphonoglyphenepithels sieht aus, wie ich es für die sonstigen Stellen der unteren Schlundrohrregion geschildert habe: man bemerkt keine Nervenfasern, sondern nur punktförmige Querschnitte durch die faserartig dünnen proximalen Teile der Epithelzellen.

Die Siphonoglyphe steht jedoch in Berührung mit der Nervenschicht des oberen Teils des Schlundrohres, indem diese sich nach unten bis zur Stelle, wo die Siphonoglyphe anfängt, erstreckt (Fig. 2, Taf. XXX), ja vielleicht sogar etwas in die Region der Siphonoglyphe eingreift, denn es ist schwer ganz sicher festzustellen, wo die Nervenfaserschicht in dem Schlundrohrepithel undeutlich wird. Die obere Grenze, wo die Siphonoglyphe beginnt und bis wohin die Nervenschicht nach unten reicht, entspricht etwa der Stelle, wo der obere stößelartig erweiterte und die Tentakel tragende Teil des Polypenkörpers in den tieferen säulenartigen Teil übergeht.

Wenn sich auch in der tieferen Region des Schlundrohres keine Nervenschicht nachweisen ließ, so glaube ich doch kaum, daß Nervenelemente hier vollständig fehlen; wahrscheinlicher ist es, daß sie hier weniger reichlich vorkommen, weßhalb sie auf Schnitten mit unsern Mitteln dicht nachgewiesen werden können.

Beziehungen der Nervenschicht des Schlundrohres zu dem der Mundscheibe. Überall geht die Nervenschicht des Schlundrohres unmittelbar in die der Mundscheibe über, wie wir es auf den Fig. 1 und 2, Taf. XXX gesehen haben, wobei die Dicke der Nervenschicht längs der Anheftungslinie der Septen am Schlundrohr und auf der Mundscheibe ungefähr die gleiche bleibt (Fig. 2, Taf. XXX).

Erklärung der Verteilungsart der Nervenzellen im Schlundrohrepithel und die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen. Die stärkere Entwicklung der Nervenschicht im oberen Drittel des Schlundrohres könnte daher rühren, daß die Nervenschicht hier neben den Nervenfasern, welche mit den Zellen dieser Region zusammenhängen, auch solche enthält, welche für die tiefer liegenden Teile des Schlundrohres bestimmt sind. Das gesamte Schlundrohr muß ja offenbar aus der Gegend der Mundöffnung Reize bekommen. Indem viele Nervenfasern schon im oberen Teile des Schlundrohres ihre

Zellen erreichen, wird die Zahl der Nervenfasern in weiterer Entfernung vom Mund immer geringer.

Immerhin ließen sich jedoch diese Verhältnisse möglicherweise noch etwas anders auffassen. Es scheint mir nämlich sehr wahrscheinlich, daß vom oberen Teil des Schlundrohres aus auch die septale Muskulatur innerviert wird. Die Muskelfasern der Septen dienen doch dazu, um 1) die Mundöffnung und das Schlundrohr zu erweitern und 2) bei der Kontraktion des Polypen seinen oberen Teil in den unteren, bzw. in das Cönosark einzustülpen. Das Erweitern des Schlundrohres und des Mundes steht in Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme, muß also von der sensiblen Umgebung der Mundöffnung abhängen und das Einstülpen der Polypen geschieht auch auf äußere Reize, welche hauptsächlich von den Tentakeln empfangen werden. So muß also die entodermale Muskulatur der Septen auf das innigste von dem ectodermalen Nervensystem abhängen und zwar dürfte diese Innervation wohl auf dem kürzesten Wege geschehen. Überall ist jedoch das Entoderm durch die Gallerte vom Ectoderm getrennt, ausgenommen an der unteren Schlundrohrpforte, wo das ectodermale Epithel des Schlundrohres unmittelbar in das Entoderm der Septen übergeht. An der letzten Stelle könnte auch ein Zusammenhang des ectodermalen und entodermalen Nervensystems stattfinden. Es scheint mir aber, daß diese Verbindung nicht die ausschließliche und nicht die hauptsächliche sein kann, weil sie nicht auf dem direktesten und kürzesten Wege geschieht und weil keine distinkte Nervenschicht, welche eine solche Verbindung vermitteln könnte, im unteren Teil des Schlundrohrs sich nachweisen läßt. Es scheint mir die Annahme wahrscheinlicher, daß eine Innervation der entodermalen Muskulatur seitens des ectodermalen Nervensystems durch die Gallerte hindurch stattfindet und zwar im obersten Teil der Septen. Es wäre möglich, daß einzelne Nervenfasern an gewissen Stellen aus dem Ectoderm heraustreten, z. B. im oberen Teil des Schlundrohres oder aus dem Ectoderm der Mundscheibe, in die Gallerte hineindringen und durch sie das Entoderm, bzw. die Muskelfasern der Septen erreichen. Durch direkte Beobachtung allerdings ist hierüber nichts sicheres festzustellen (obschon Andeutungen nicht fehlen), doch dürfte das negative Resultat in diesem Falle nicht zu viel besagen: weil es fast unmöglich sein dürfte, so feine Nervenfasern in der dünnen Gallertschicht mit unsern einfachen Methoden unzweideutig nachzuweisen.

Wenn aber eine solche nervöse Verbindung zwischen dem ectodermalen Nervensystem und der septalen Muskulatur, bzw. den septalen

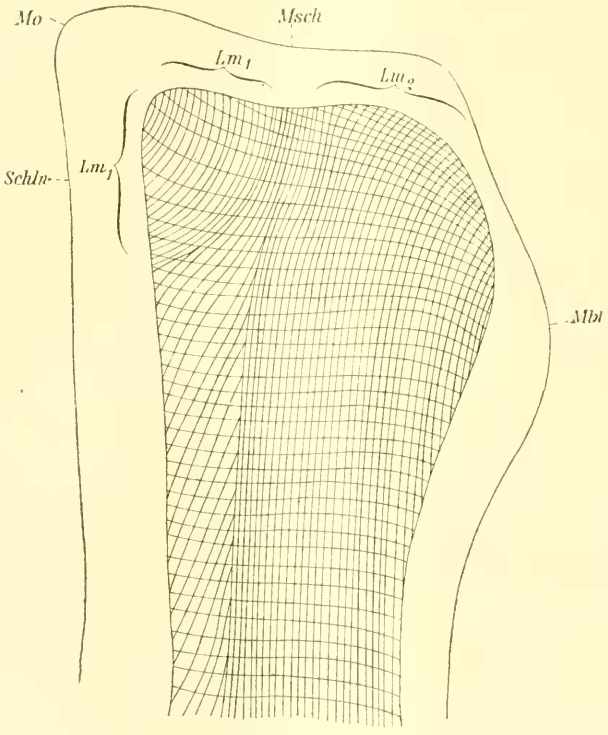
Nervenzellen existiert, und wenn eine solche Innervation durch die Gallerte auf dem direktesten Wege geschehen soll, so muß dieselbe nach meiner Ansicht unzweifelhaft vom oberen Teil des Schlundrohrs und überhaupt von der Mundregion ausgehen. Hierauf deutet auch die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen hin. Im Folgenden will ich daher die Anordnung der Muskelfasern auf den Septen beschreiben, wie ich sie bei *Veretillum cynomorium* (var. *stylifera*, Koellik.) beobachten konnte. Diese Beschreibung wird auch, unabhängig von der berührten Frage nach der Innervation, hier am Platze sein, weil die Verteilung der Muskelfasern auf den Septen bis jetzt nur sehr schematisch dargestellt wurde.

Bei den sehr großen Polypen von *Veretillum cynomorium* können wir das Septum leicht herauspräparaieren und auf einer Fläche desselben hauptsächlich zwei Gruppen von sogenannten longitudinalen Muskelfasern unterscheiden. Diejenigen Längsfasern (Textfig. 2 Lm_1, s. S. 518), welche sich mit ihren oberen Enden zunächst der Mundöffnung (*Mo*) an die Mundscheibe (*Msch*) ansetzen, bilden die erste Gruppe. Es sind kurze Muskelfasern, die in einem Bogen den Winkel umgreifen, welchen die Schlundrohrwand (*Schlw*) mit der Mundscheibe (*Msch*) bildet, und sich mit ihrem aboralen Ende an das Schlundrohr heften, indem sie auf dem Septum nicht weit nach unten herabsteigen. Diese Gruppe der Muskelfasern hat offenbar die Aufgabe, das Lumen der Mundöffnung zu verändern, sie hat also eine ganz spezielle Funktion zu erfüllen. Die Längsfasern, welche weiter von der Mundöffnung entfernt an die Mundscheibe sich ansetzen, bilden die zweite Gruppe (Lm_2), welche dadurch charakterisiert ist, daß ihre Muskelfasern das ganze Septum entlang herablaufen. Das sind die längsten und die stärksten Muskelfasern der Septen. Sie dienen dazu, um den oberen Teil des Polypen in den unteren, bzw. in das Cönosark, einzuziehen. Zwischen der ersten und der zweiten Gruppe treffen wir noch Muskelfasern, welche in ihrem Verlauf einen Übergang zwischen beiden bilden; ungeachtet dessen heben sich doch beide Gruppen voneinander scharf ab.

Die andre Septumfläche, welche die horizontalen Muskelfasern trägt, zeigt, daß letztere im oberen Teil des Polypen nicht vollkommen horizontal verlaufen. Diejenigen Muskelfasern besonders, welche sich in der Region Lm_1 ansetzen (Textfig. 2), ziehen zuerst schräg nach unten, rechtwinklig zu dem Verlauf der longitudinalen Muskelfasern der Gruppe Lm_1, und erst wenn sie dieselbe passiert haben und in die Region der Muskelgruppe Lm_2 eintreten, verlaufen sie horizontal. Diese horizontalen (transversalen) Muskelfasern befestigen sich somit

fächerartig an dem obersten Teil des Schlundrohres und scheinen besonders stark zu sein. Sie spielen jedenfalls bei der Erweiterung des Mundes eine wichtige Rolle.

Somit sehen wir, daß 1) an den oberen Teil des Schlundrohres außer den transversalen Muskelfasern noch ein Teil der longitudinalen sich



Textfig. 2.

Schema der Muskulatur eines Septums. Näheres im Text.

ansetzt, und 2) daß auch diejenigen horizontalen Muskelfasern, welche sich in der Region der Mundöffnung an das Schlundrohr und an die Mundscheibe ansetzen, gleichfalls eine wichtige Rolle beim Funktionieren der Mundöffnung spielen müssen.

Wenn die entodermale Muskulatur vom ectodermalen Nervensystem abhängt, so wird eine solche Innervation, wenn sie auf dem direktesten Wege geschehen soll, wahrscheinlich vom oberen Teil des Schlundrohres ausgehen, da die Bewegungen dieses Teiles ja von dieser Muskulatur bestimmt werden. Ich glaube, daß dies der Hauptgrund

ist, weshalb die Nervenschicht hier so stark und zwar besonders stark längs der Anheftungslinie der Septen entwickelt ist.

Die zweite Gruppe (Lm_2) der longitudinalen Muskelfasern wird vermutlich von der Mundscheibe aus innerviert. Es wäre möglich, daß auch damit die besonders starke Entwicklung der Nervenschicht der Mundscheibe längs der Septallinien zusammenhängt, obgleich dies schon oben mit der Anordnung der Muskulatur auf der Mundscheibe und den Tentakeln in Verbindung gebracht wurde.

D. Mauerblatt.

Das Ectoderm des Mauerblatts unterscheidet sich von dem der Mundscheibe und der Tentakel in einigen, obschon unbedeutenden Punkten. Das Studium des Mauerblattectoderms ist sehr wichtig für die Frage über das koloniale Nervensystem, weshalb ich es möglichst eingehend beschreiben werde, obwohl ich leider über die Nervenelemente im Mauerblatt nicht hinreichend klar wurde.

Mauerblattectoderm auf den Macerationspräparaten. Am leichtesten und sichersten studiert man das Ectoderm auf Macerationspräparaten. Wenn man einen Polypen nach Entfernung des Oralteils maceriert, so fallen von dem Mauerblatt einzelne ectodermale Epithelstücke ab. Man kann auch mit einem Pinsel leicht einige zusammenhängende Epithelstücke abstreifen. Auf Fig. 1, Taf. XXXI ist das, was man auf solchen Epithelstücken mit 2 mm Zeiss, Ocul. 6 beobachten kann, mit dem Zeichenapparat abgebildet. Man erblickt das Epithelstück von unten, d. h. von der Seite des Entoderms. Über einigen Entodermzellen (auf der Figur unten) liegt eine Gallertzelle (*glz*) und über letzterer eine entodermale Muskelzelle (*ez*), so daß alle Schichten der Mauerblattwand in ihren typischen Zellelementen verglichen werden können.

Deckzellen. Das sehr niedrige Epithel besteht aus denselben Deckzellen, welche wir auf den Tentakeln und der Mundscheibe fanden. An einigen dieser Zellen beobachten wir auch den fußähnlichen Fortsatz (d^1 Fig. 1, Taf. XXXI); wegen der Niedrigkeit des Epithels sind diese Fortsätze jedoch weniger auffällig. Die sog. Decklamellen der Zellen sind große polygonale Platten, deren Struktur auf Macerationspräparaten gut studiert werden kann. Das Protoplasma ist vakuolisiert; die Schnitte zeigen, daß das vakuolisierte Plasma die äußerste Schicht der Lamelle einnimmt. In den meisten Zellen bemerkt man

außerdem einige besonders große Vakuolen, die sich meist um den kugeligen, zuweilen deutlich wabigen Kern gruppieren. Letzterer nimmt ungefähr die Mitte der Zellfläche ein.

Nesselzellen. Unter den deckenden Lamellen dieser Zellen liegen die übrigen Elemente. Dies sind erstens Nesselzellen (*nz*, siehe auch Fig. 2, Taf. XXX), welche sich von denen der Mundscheibe und der Tentakel vor allem dadurch unterscheiden, daß sie etwas länger sind (10 *u*); ihre Form ist ebenfalls länglich oval. Beide Nesselzellenarten kann man auf Fig. 2, Taf. XXIX, *N* und *n*, untereinander vergleichen. Der Kern stellt eine flache Scheibe dar, welche in der Längsrichtung der Nesselkapsel ausgezogen ist und sie an einer Seite umgreift. Im optischen Durchschnitt ist der Kern daher wenig merklich, erscheint nur als Verdickung in der Seitenwand der äußeren Kapsel. Der Inhalt der Nesselkapsel, welcher bei den Nesselzellen der Mundscheibe und der Tentakel ungefärbt blieb, wird von Bleu de Lyon gefärbt; der Nesselfaden tritt weniger deutlich hervor und nimmt einen verwickelteren Verlauf. Ein Cnidocil konnte nicht nachgewiesen werden. Manchmal schien es, als ob von der Zelloberfläche ein feiner Faden abging. Die Nesselzellen sind im Epithel des Mauerblattes zu Gruppen vereinigt. Im Abschnitt über die Tentakel wurde erwähnt, daß diese Art von Nesselzellen sich vom Mauerblatt aus in einem kontinuierlichen dünnen Streifen auch auf die aborale Medianlinie der Tentakel fortsetzt (Fig. 6 bei *abr*, Taf. XXIX).

Das Ectoderm des Mauerblattes enthält ferner tiefer gelegene Zellen von verschiedener und unbestimmter Gestalt, die überall zerstreut oder um die Nesselzellengruppen angehäuft sind (wie es auf Fig. 1 rechts der Fall ist, *z*). Einige dieser Zellen sind längsgestreckt, ähnlich den Zellen, die wir in der Tiefe des Ectoderms der Tentakel und der Mundscheibe fanden; bei einigen ist das eine der Enden fein ausgezogen, das andre Ende dagegen besitzt eine äußerst dünne, schwer färbbare, anscheinend homogene Protoplasmapartie (*b*), von der pseudopodienähnliche Fortsätze entspringen, während das übrige Plasma grobkörnig ist und sich stark färbt.

Zellen mit feinen Fortsätzen. Endlich treffen wir auf der Unterseite solcher Epithelstücke Zellen, die im Hinblick auf ein etwaiges Nervensystem besonderes Interesse beanspruchen. Es sind dies spindelförmige Zellen mit einem deutlichen Kern (*c*), die in lange und feine Fasern ausgezogen sind. Ihre Fortsätze verzweigen sich in einem

manchmal schon geringem Abstand von dem Zellenleib, wobei die Verzweigungsstelle zu einer dreieckigen Platte verbreitert erscheint (z. B. c_2). Solche Fortsätze sind sehr oft auf große Strecken auf den Epithelstücken zu verfolgen, manchmal zwei bis drei nebeneinander. Die Richtung ihres Verlaufes ist unbestimmt, auch kreuzen sie sich oft. Manchmal gelingt es, die Fortsätze von den übrigen Zellen auf große Strecken isoliert zu beobachten (c_1). Man erhält häufig den Eindruck, als wenn die Fortsätze den Grenzlinien der Deckzellen folgten und sich da verzweigen, wo drei dieser Zellen zusammenstoßen. Auch auf Schnitten, namentlich auf Flächenschnitten des Mauerblattes kann man die geschilderten Zellen und sogar die Verzweigungen ihrer Fortsätze beobachten.

Die Natur der Zellen mit feinen Fortsätzen. Auf den ersten Blick wäre man wohl geneigt, diese Zellen für Ganglienzellen zu erklären. Sie unterscheiden sich aber erheblich von den typischen Ganglienzellen, welche wir oben beschrieben haben. Die fraglichen Zellen sind bedeutend größer und die Menge ihres Zellprotoplasma ist im Verhältnis zum Kern erheblicher (c_3) als bei den typischen Ganglienzellen. Auch sind die Fortsätze meist nicht so fein wie diejenigen der unzweideutigen Ganglienzellen.

Die nervöse Natur dieser Zellen erscheint um so fraglicher, als es im Ectoderm des Mauerblattes noch andre Zellen gibt (zwei Zellen zu beiden Seiten der Zelle c_3), die den beschriebenen Zellen etwas ähneln, und ebenfalls Fortsätze haben, aber ganz sicher keine Nervenzellen sind wegen der kurzen Fortsätze und ihrer noch bedeutenderen Größe. Die letztere Zellform nimmt sozusagen eine Mittelstellung zwischen den vorher erwähnten Zellen und den keine Fortsätze besitzenden tiefen Epithelzellen ein.

Anderseits aber trifft man zwischen diesen spindelförmigen Zellen einige, die sowohl nach Größe wie Form den Ganglienzellen sehr ähnlich sind, wie z. B. die Zelle *g* neben *b*. Es mag wohl sein, daß diese letzteren richtige Ganglienzellen sind, doch ließ die Schwierigkeit der Beobachtung es nicht mit voller Sicherheit feststellen. Auch ist es unmöglich, die zuletzt erwähnten Zellen von den erst geschilderten ganglienartigen stets sicher zu unterscheiden.

Außer den beschriebenen bipolaren spindelförmigen Zellen begegnet man auf solchen Epithelstücken häufig auch multipolaren mit drei, vier Fortsätzen, wovon eine auf Fig. 1 *h* abgebildet wurde. Ihre Fortsätze scheinen verzweigt zu sein und werden wohl in Wirk-

lichkeit viel länger. Es wäre wohl möglich, daß viele von den zuerst beschriebenen bipolaren Zellen in Wirklichkeit multipolar sind, indem die übrigen Fortsätze irgendwie verdeckt waren und nur beobachtet werden können, wenn die Zelle zufällig aus dem Verbande mit den übrigen völlig befreit ist.

Alle diese Zellen mit Fortsätzen scheinen über das ganze Mauerblatt ziemlich gleichmäßig zerstreut zu sein. Wenigstens konnte man sie fast auf jedem abgelösten Epithelstück finden. Die Schnitte zeigen, daß auch im Ectoderm des obersten, verbreiterten Teiles des Polypenkörpers solche Zellen vorkommen.

Mangel der Nervenschicht im Mauerblattectoderm. Aus der Beschreibung des Mauerblattes ist zu ersehen, daß das Ectoderm jedenfalls keine sicher erkennbare Nervenfaserschicht besitzt; es ist (abgesehen von den Stellen, wo im Mauerblatt die Scleriten sich finden), ein sehr niedriges flaches Epithel. Es fehlen somit im Mauerblattectoderm jedenfalls bestimmte Nervenbahnen, welche die durch die Tentakel empfangenen Reize dem Polypenkörper entlang in bestimmten Richtungen leiten könnten. Es kann also auf dem Mauerblatt höchstens ein diffuses, aus einzelnen zerstreuten Ganglienzellen und Fasern bestehendes Nervennetz existieren.

Der Mangel einer solchen Nervenschicht auf dem Mauerblatt erklärt sich in erster Linie jedenfalls daraus, daß das Mauerblatt keine Spuren ectodermaler Muskulatur besitzt.

E. Ectoderm des Cönosarks und die Frage nach dem kolonialen Nervensystem.

Existiert bei den *Octocorallia*, speziell bei *Alcyonium*, ein koloniales Nervensystem, durch welches einzelne Polypen im nervösen Zusammenhange miteinander stehen? Diese Frage beansprucht jedenfalls besonderes Interesse. Leider mußte ich die Untersuchungen über das Nervensystem gerade am interessantesten Punkte abbrechen, da die Umstände mir nicht erlaubten, die Arbeit zu Ende zu führen.

Soweit meine Untersuchungen an *Alcyonium* geführt wurden, haben sie in dieser Hinsicht ein negatives Resultat gegeben. Begreiflicherweise suchte ich nach Nervenelementen, welche ein solch koloniales System konstituieren könnten im Ectoderm des Cönosarks, da ja das Nervensystem der Polypen wesentlich ectodermal ist. In diesem Ectoderm dachte ich, verliefen vielleicht Nervenbahnen von einem Polypen zum andern. Nichts derartiges war aber zu finden; eine Nervenschicht,

wie sie im Ectoderm der Mundscheibe oder im oberen Teil des Schlundrohres entwickelt ist, fehlt dem Ectoderm des Cönosarks vollständig. Das Ectoderm, welches die Masse der Kolonie zwischen den Polypen bedeckt, weicht erheblich von dem der einzelnen Polypen ab. Die Zellen sind hier mehr cylindrisch und sogar möglicherweise von drüsigem Charakter. Das ganze Epithel hat ein sehr gleichförmiges Aussehen, indem es fast ausschließlich aus solchen Zellen besteht; nur wenige Nesselzellen kommen in ihm vor, so daß der ganze Charakter dieses Ectoderms nicht derart ist, daß man ihm nervöse Eigenschaften zuschreiben könnte.

Vielleicht könnten aber die einzelnen Polypen durch Nervenelemente der Gallerte oder des Entoderms im nervösen Zusammenhang stehen?

In der Gallerte konnte ich keine Nervenzellen finden, weder in den Polypen noch in der gesamten Koloniemasse. Die Zellen, welche in der Gallerte überall vorkommen, scheinen mir nach ihrem Aussehen, ihrer Lage und den Resultaten der Experimente von Pratt (s. darüber den Abschnitt: Gallerte und Gallertzellen, S. 524) nicht nervöser Natur zu sein.

Obgleich ich Ganglienzellen im Entoderm, wenigstens zwischen den entodermalen Muskelfasern der Septen sicher nachweisen konnte, so waren die Schwierigkeiten der Beobachtung doch zu groß, um die Verbreitung der Nervenelemente im Entoderm genauer festzustellen. Ich kann daher auch nichts Sicheres darüber sagen, ob es möglich ist, daß die einzelnen Polypen durch ein entodermales Nervensystem in Zusammenhang stehen.

Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß zwischen den Polypen auch gar keine oder wenigstens keine direkten nervösen Verbindungen existieren, so daß die gesamte Kolonie überhaupt in nervöser Hinsicht nichts Einheitliches darstellt. Wenngleich die Polypen sich oft momentan und gleichzeitig in die Koloniemasse einstülpen, wäre es doch möglich, daß dies nicht durch nervöse Impulse hervorgerufen wird; man könnte sich nämlich vorstellen, daß alle Polypen unabhängig voneinander sich zusammenziehen, durch irgendwelche mechanische Ursachen dazu bewegt; z. B. könnte ein Stoß, welcher die ganze Kolonie erschüttert, oder die Bewegung, bzw. der Druck des Wassers außerhalb der Kolonie, womit auch die Veränderung des Druckes der Flüssigkeit innerhalb der Kolonie und den einzelnen Polypen im Zusammenhang stehen kann, eine gleichzeitige Zusammenziehung aller Polypen auf rein mechanischem Wege hervorrufen. Diese Vermutung schien auch Krukenberg (1887) plausibel, obschon er den nervösen

Zusammenhang für sehr wahrscheinlich hielt. Daß aber diese Vermutung für *Alcyonium* sehr nahe liegt, beweisen mir die Versuche, welche ich mit Kolonien von *Alcyonium* gemacht habe. Als ich nämlich irgendwelchen Polypen einer vollkommen ausgestreckten Kolonie stark, jedoch vorsichtig reizte, so daß die benachbarten nicht berührt wurden, so kontrahierte sich nur der direkt gereizte. Mit einem Pinsel konnte ich auf einem beliebig großen Fleck die Polypen zum Einziehen bringen, wobei diejenigen, welche außerhalb der von dem Pinsel getroffenen Stelle standen, ruhig ausgestreckt blieben. Sobald aber der ganze Stock, wenn auch nur einen leisen Stoß erlitt, kontrahierten sich sofort alle Polypen. Wenn die Kolonien, die zu diesen Untersuchungen dienten, nicht zufälligerweise durch irgendwelche Ursachen in ihrer Reizbarkeit geschwächt waren, was mir unwahrscheinlich erscheint, so kann man aus diesem Versuche nur schließen, daß ein nervöser Zusammenhang zwischen den Einzelpolypen in der Tat und im Einklang mit den histologischen Befunden entweder gar nicht existiert, oder daß er ein äußerst geringfügiger und mangelhafter ist.

So erscheint mir die Sache bei *Alcyonium*. Bei andern *Octocorallia*, wo die Kolonien ganz anders gebaut sind, wie z. B. bei den nicht festsitzenden Kolonien von *Veretillum* oder *Kophobelemnon* mit stark entwickelter Muskulatur in dem gemeinsamen Stamm, wird vielleicht auch ein koloniales Nervensystem vorhanden sein. Bei *Xenia* hat Krukenberg (1887) gefunden, daß bei Reizung eines Polypen auch die Polypen des Zweiges reagierten, welche vom Reiz nicht direkt getroffen waren, ja auch solche von andern Zweigen der verästelten Kolonie. Es scheint demnach bei *Xenia* eine Fortpflanzung des Reizes vorzukommen. Bei *Xenia* sind nach Krukenberg auch die Zweige der Kolonie kontraktionsfähig und bei der Reizung bestimmter Stellen der Kolonie reagieren darauf durch den Reiz auch nicht direkt getroffene Zweige, indem sie sich distal- oder proximalwärts krümmen. Bei *Xenia* macht es also den Eindruck, daß ein koloniales Nervensystem existiert. Zu diesem Schlusse neigt in der Tat Krukenberg, obschon er sogar in diesem Falle die rein mechanische Erklärung nicht vollkommen ausschließt.

IV. Die Gallerte und die Gallertzellen.

Die eigentliche Gallerte ist bei *Alcyonium* überall von gleicher Beschaffenheit, anscheinend strukturlos und homogen.

Interessanter als die Gallerte selbst sind die Zellelemente, welche in ihr vorkommen — die Gallertzellen. Solitäre Zellen in der Gallerte

treffen wir in allen Körperteilen des Polypen und im Cönosark, so dünn die Gallerte auch an einzelnen Stellen sein mag, so z. B. in der Gallertlamelle der Septen (Fig. 7 *glz*, Taf. XXIX). Die Schnitte zeigen, daß diese Zellen im Polypenkörper nicht in der Mitte der Gallertschicht liegen, sondern sich mit ihren langen und verzweigten Fortsätzen unmittelbar unter den beiden Epithelien und parallel denselben ausbreiten, dicht an sie angeschmiegt (Fig. 2 *glz*, Fig. 7, Taf. XXIX, in der Gallerte zwischen den Buchstaben dr_1 und dr_2, Fig. 3 *glz*, Taf. XXX).

Wir können in diesen Zellen (*glz*, Fig. 1 und 2, Taf. XXXI) einen centralen Körper unterscheiden, welcher den Kern enthält und gewöhnlich in einer Richtung gestreckt erscheint, sowie Fortsätze, die sich reichlich verzweigen und in welche der Körper unmerklich übergeht. Das Protoplasma erscheint bei oberflächlicher Betrachtung grobkörnig, beim aufmerksamen Zusehen macht es mehr den Eindruck wabiger Struktur. Der Kern ist ziemlich klein, meist eiförmig oder stäbchenartig und färbt sich intensiv und homogen. Die Fortsätze gehen entweder in mehreren Richtungen von der Zelle ab, oder der gestreckte Körper (Fig. 2, Taf. XXXI) geht in zwei entgegengesetzten Richtungen in zwei sehr lange, sich verzweigende Fortsätze über, wobei jeder von diesen auf dem Mauerblatte eine Länge von 160 μ erreichen kann. Die Fortsätze können ziemlich dick bis sehr fein sein, sich in ihrem Verlauf stellenweise mäßig erweitern und verjüngen; ihr Protoplasma ist von dem des centralen Körpers nicht verschieden. Am Mauerblatt konnte ich bemerken, daß die Fortsätze der Gallertzellen mit Vorliebe in der Richtung der entodermalen circulären Muskelfasern verlaufen. Besonders zahlreich sind die Gallertzellen hier in der Nähe der Ansatzlinie der Septen. Gerade hier kommen Gallertzellen vor, von deren Körper die Fortsätze nur in einer Richtung abgehen (Fig. 1 *glz*, Taf. XXXI) und zwar gegen die Ansatzlinie des Septums hin, rechtwinklig zu den longitudinalen, den Ansatzlinien der Septen parallelen Muskelfasern des Mauerblattes. Über diesen Muskelfasern geben diese Gallertzellen ihre Endzweige ab (solche Endzweige sieht man auf Fig. 1, Taf. XXXI vom rechten Rand der Zelle *glz* abgehen).

Wie diese Fortsätze enden, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. In ihrer Hauptmasse ziehen sie parallel zur Fläche der Epithelien. Zuweilen aber schien es mir als ob einige Fortsätze mit ihrem Ende zur Oberfläche der Gallerte aufstiegen und hier mit einem kleinen Endplättchen aufhörten, wobei von diesem Plättchen wieder kleine Zweigchen abgingen (Fig. 1, Taf. XXXI, rechts unten, die beiden oberen Fortsätze der Zelle *glz*).

Wenn wir diese Zellen auf Schnitten verfolgen, so sehen wir, daß sie von der Gallerte nicht dicht umschlossen werden; es scheint vielmehr, als ob sie in einer Lücke der Gallerte liegen (Fig. 7, Taf. XXIX eine Zelle in der Gallerte, *gal*, zwischen den Buchstaben dr_1 und dr_2). Ob es sich in der Tat so verhält, oder ob die beschriebene Erscheinung nur die Folge der Fixation und der Zusammenziehung der nach Pratt amöboid beweglichen Gallertzellen ist, lasse ich dahingestellt.

Welche Rolle aber kommt diesen Gallertzellen zu?

Einer der älteren Forscher, Kölliker (1865), erblickt in ihnen Bindegewebszellen. Viele Forscher haben sie aber für Nervenzellen gehalten, wie wir schon in der Literaturübersicht erwähnten.

In neuerer Zeit hat Pratt (1902) die Frage über die Natur der Gallertzellen eingehender experimenteller Untersuchung unterworfen; dabei hat er gefunden, daß die Gallertzellen amöboid beweglich sind, indem sie Pseudopodien bilden. Er hat dem Seewasser, in dem lebende Kolonien von *Alcyonium* sich ausbreiteten, Karmin zugesetzt. Nach 4—7 Tagen ausgeführte feine Schnitte durch solche Kolonien haben gezeigt, daß Karminkörnchen an folgenden Stellen gefunden werden: 1) in den Zellen, welche die Kanäle in der Gallerte des Cönosarks bilden (»endoderm canals«), 2) in den Zellen, welche die soliden Zellketten der Gallerte bilden und endlich 3) in den fraglichen solitären Gallertzellen. Aus der Tatsache, daß die Karminkörnchen aus der Gastralhöhle der Polypen in Teile des Polypenstockes übertragen werden, welche von den Polypen entfernt liegen, und aus der weiteren Tatsache, daß auch die Entodermzellen amöboid sind, schließt Pratt, daß die Gallertzellen nichts andres seien als Entodermzellen, welche amöboid beweglich geworden und aus dem Epithel in die Gallerte eingewandert sind. Da der Reiz, welcher einen Polypen getroffen hat, nach Pratt auch auf die andern übergehen soll, schließt er weiter, daß die Impulse von einem Polypen auf den andern eben von dem System der Gallertzellen durch die Koloniemasse übertragen würden. Die Gallertzellen hätten also neben den Funktionen der Nahrungsaufnahme und der Excretion — auf welche die Anwesenheit der Karminkörnchen in ihnen hindeuten — noch nervöse zu verrichten. Sie sind nach Pratt »Neurophagocyten«. Eine solche niedere Stufe der Differenzierung soll sekundärer Natur sein, indem einige Entodermzellen ihren specifischen Charakter verloren hätten und zum primitiven amöboiden Charakter zurückgekehrt wären, womit sie wieder mehrere Funktionen verrichten könnten.

Wir haben schon gesehen, daß *Alcyonium* echte und sehr typische

Ganglienzellen und überhaupt ein wohlentwickeltes ectodermales und entodermales Nervensystem besitzt, weshalb die Gallertzellen jedenfalls nicht das eigentliche Nervensystem der Polypen darstellen können. Funktionieren sie aber neben den specifischen Nervenzellen als ein Teil des gesamten Nervensystems? Dienen sie vielleicht der nervösen Verbindung zwischen dem ectodermalen und entodermalen Nervensystem? Zur Entscheidung dieser Fragen haben wir keine Anhaltspunkte, da ihre histologische Beschaffenheit uns keine bestimmte Antwort darauf gibt. Jedenfalls weicht aber ihre Struktur in höchstem Grade von der der Ganglienzellen ab. Sie sind viel größer als Ganglienzellen, ihre Fortsätze haben einen ganz andern Charakter und ihr Protoplasma ein sehr abweichendes grobkörniges Aussehen. Ihre Lage spricht nicht dafür, daß sie eine nervöse Verbindung zwischen dem Ectoderm und Entoderm herstellen könnten: sie ziehen nicht quer durch die Gallerte, sondern liegen dicht unter den Epithelien. Die von Pratt erwiesene Fähigkeit der Gallertzellen, Karminkörnchen aufzunehmen und zu transportieren, spricht jedenfalls mehr gegen als für ihre nervöse Funktion. In Berücksichtigung der von *Alcyonium* erreichten histologischen Differenzierung und der Anwesenheit specifischer Ganglienzellen, erscheint es höchst unwahrscheinlich, daß daneben noch Zellen von einem so gemischten Charakter nervöse Funktionen verrichteten.

Ich vermute, daß die Frage über die nervöse Natur der Gallertzellen wohl sicher negativ entschieden wird, indem man mit vollkommeneren Methoden möglicherweise Nervenfasern entdecken wird, welche von den echten Ganglienzellen des Ectoderms durch die Gallertschicht zu den Ganglienzellen des Entoderms ziehen und zwar wohl hauptsächlich in der Region des Mundes aus dem Ectoderm des Schlundrohrs und der Mundscheibe in die Gallertlamelle der Septen zu deren Entoderm.

Nach Pratt soll der Reiz, welcher einen Polypen trifft, auf die benachbarten übertragen werden. Gerade dies bestimmt ihn zu der Annahme, daß die Gallertzellen der Reizleitung dienen, um so mehr, als er keine andern Nervenzellen bei *Alcyonium* kannte. Wie oben dargelegt wurde, vermag ich jedoch eine solche Reizleitung von Polyp zu Polyp nicht zu bestätigen.

V. Entoderm und das entodermale Nervensystem.

Charakter der Entodermzellen. Das Entoderm zeigt in den verschiedenen Regionen des Polypenkörpers keine besonderen Unterschiede. Es stellt überall ein sehr niedriges Epithel dar (Fig. 3, Taf. XXIX; Fig. 9, Taf. XXX) und zwar ist es mit Ausnahme des der Tentakel, ein

typisches Muskelepithel. Nur bei sehr starker Kontraktion werden die Zellen etwas höher (Fig. 2, Taf. XXIX). Besser als Schnitte zeigen uns Macerationspräparate die Form der Entodermzellen. Sie besitzen (Fig. 1, Taf. XXXI *ez*) einen flachen protoplasmatischen Leib mit einem langen Muskelfaseranhang, welcher die Länge von 300 μ erreichen kann, und tragen eine lange Cilie (*zl*). Der protoplasmatische Körper ist in der Richtung der Muskelfaser ausgezogen, meist zeigt er rhombische Umrisse; die Ränder der Zellen greifen über die benachbarten dachziegelartig hinüber.

Außer diesen Zellen beobachten wir nur noch große runde Zellen, vielleicht Drüsenzellen, welche man namentlich auf Totalpräparaten des Mauerblattes antrifft. Hier und da zerstreut finden sich auch Nesselzellen (Fig. 9 *n*, Taf. XXX); bei einigen fand ich den Faden der Nesselkapsel ausgeschleudert.

In diesem flachen Epithel gelingt es auf Schnitten nicht, Nervenzellen zu entdecken. Eine Nervenfaserschicht, wie sie im Ectoderm existiert, ist hier nicht nachzuweisen. Da es durch Maceration nicht gelang, das Entoderm isoliert vom Ectoderm zu erhalten, so war es mir unmöglich, festzustellen, ob das Entoderm allgemein mit Nervenzellen versehen ist oder nicht.

Ganglienzellen zwischen den Muskelfasern der Septen. Zwischen den entodermalen Muskelfasern der Septen aber konnte ich mehrmals recht deutliche und typische Ganglienzellen beobachten. Bei macerierten Polypen kann man leicht die Septen vom Mauerblatt abreißen und dann ihre Muskelfasern durch Zerzupfen mehr oder weniger voneinander isolieren. Man beobachtet auf solchen Präparaten äußerst feine Fäden, zwischen denen sich hier und da eine typische Ganglienzelle mit feinen und varikösen, sich verzweigenden Fortsätzen fand. Da diese Ganglienzellen denen des Ectoderms vollkommen glichen, so habe ich sie nicht besonders abgebildet.

Auf einem Flächenschnitt des Septums von *Alcyonium palmatum* sah ich einmal eine spindelförmige Zelle mit einer langen Faser, die wohl gleichfalls eine Ganglienzelle war (Fig. 4, Taf. XXX).

Wenn nun das Entoderm der Septen Ganglienzellen besitzt, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß die Nervenzellen auch auf der übrigen Entodermfläche nicht gänzlich fehlen.

Anordnung der entodermalen Muskulatur. Da das Muskelsystem der *Octocorallia* bis jetzt nicht erschöpfend dargestellt wurde,

so will ich an dieser Stelle eine Beschreibung der entodermalen Muskulatur zufügen.

Die Tentakel, welche eine so starke ectodermale Muskulatur haben, besitzen ein Entoderm, welches im Gegensatz zu dem übrigen kein typisches Muskelepithel ist. Die Zellen sind hier zwar auch rechtwinklig zu der Tentakelachse angeordnet und in dieser Richtung etwas ausgezogen, zeigen auch schwache und unregelmäßige Fortsätze, besitzen jedoch keinen typischen Muskelfaseranhang. Die Kontraktion der Tentakel geschieht also mittelst der ectodermalen Muskulatur, ihre Ausdehnung wohl passiv, durch die Flüssigkeit, welche aus den andern Körperteilen eingepreßt wird, was demnach nur durch die ectodermalen, Längsmuskelfasern reguliert wird.

Die Mundscheibe besitzt eine sehr starke, die Mundöffnung circulär umziehende Muskulatur. Dieselbe ist entsprechend den acht Ansatzlinien der Septen in acht Muskelfelder geteilt.

Das Entoderm des Mauerblattes zeigt im Gegensatz zu seinem Ectoderm, welches keine Muskelfasern bildet, überall starke horizontal verlaufende Ringmuskelfasern. Im obersten, erweiterten Teil des Polypenkörpers ist diese Ringmuskulatur besonders stark und dient wohl dazu, um diesen Teil samt dem Tentakelkranz bei der Kontraktion des Tieres einzustülpen. Unmittelbar unterhalb der Tentakelbasen ziehen die horizontalen entodermalen Muskelfasern von einem Septum zum andern. Etwas weiter unten im Polypenkörper aber erreichen sie die Ansatzlinien der Septen nicht mehr, sondern zwischen den Muskelfaserenden und der Ansatzlinie verlaufen noch einige longitudinale (der Ansatzlinie der Septen also parallele) Muskelfasern, so daß die Mauerblattwand in jedem Octanten zwei schmale längsverlaufende und dazwischen ein breites horizontales Muskelband besitzt.

Das Schlundrohr hat eine wohlentwickelte circuläre entodermale Muskulatur und diese bildet seine ausschließliche Muskulatur, da seine Innenfläche keine Muskelfasern besitzt.

VI. Gastralfilamente.

Die Gastralfilamente sind bekanntlich bei *Alcyonium* zweierlei Art, zwei sogenannte dorsale und sechs ventrale. Das Epithel der ersteren ist vollkommen dem des Schlundrohres ähnlich und man hat auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, daß es denselben ectodermalen Ursprung hat, wie das Schlundrohrepithel. Ebensowenig wie im Epithel der unteren Hälfte des Schlundrohres gelang es mir in dem der dorsalen Gastralfilamente Nervenelemente zu finden. Man kann jedoch

kaum annehmen, daß sie hier vollkommen fehlen; wahrscheinlicher ist, daß sie, ebenso wie die Siphonoglyphe, welche dieselbe Funktion besitzt, d. h. einen Strom der Flüssigkeit in bestimmter Richtung im Polypeninnern zu erzeugen, der Nervenelemente nicht entbehren.

Ebensowenig glückte es mir, Nervenelemente in den ventralen Gastralfilamenten nachzuweisen. Auf Macerationspräparaten sieht man wohl hier und da Ganglienzellen, doch kann man nie sicher sein, daß sie in der Tat den Gastralfilamenten zugehören; denn sie könnten ebensogut von den Septen, von welchen man die Gastralfilamente nicht rein abpräparieren kann, herrühren. Da jedoch die Septen, deren freie Ränder die Gastralfilamente tragen, Nervenzellen besitzen, so dürfen wir wohl schließen, daß Nervenzellen auch in den Gastralfilamenten vorhanden sind, wenn auch vielleicht in geringer Zahl.

VII. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

1) Das wohlentwickelte Nervensystem der Einzelpolypen von *Alcyonium digitatum* und *palmatum* ist hauptsächlich ectodermal.

2) Das ectodermale Nervensystem besteht aus multipolaren und bipolaren Ganglienzellen mit langen, äußerst feinen, varikösen, sich verzweigenden Fortsätzen und spindelförmigen Sinneszellen, welche mit ihrem dünnen distalen Ende über die Epitheloberfläche herausragen.

3) Die Ganglienzellen bilden mit ihren Fortsätzen einen sehr dichten Nervenplexus und zwar auf der Mundscheibe, auf den Oralflächen der Tentakel und in dem inneren Epithel (Ectoderm) des distalen Teiles des Schlundrohrs.

4) Auch die aborale Fläche der Tentakel ist nicht ohne Nervenelemente; wenigstens entlang der Basis der Tentakelfiederchenreihen sind einige Nervenfasern zu finden und Sinneszellen wurden auch in der Medianlinie der aboralen Fläche beobachtet.

5) Der Nervenplexus der erwähnten Körperteile erscheint auf Schnitten als distinkte Nervenschicht.

6) Diese Nervenschicht ist dort am stärksten entwickelt, wo die ectodermale Muskulatur stärker ist. So ist auf den Tentakeln die Nervenschicht hauptsächlich auf der Oralfläche entwickelt und ist hier über den seitlichen stärkeren Muskelzügen auch stärker.

7) Auf der Mundscheibe ist die Nervenschicht besonders stark längs den Ansatzlinien der acht Septen, längs welcher sich die Tentakelmuskeln mit ihren oralen Enden ansetzen.

8) Ferner verlaufen die Nervenfasern längs den Ansatzlinien der

Septen an die Mundscheibe parallel zueinander, nicht plexusartig, wie sonst auf der Mundscheibe; was den Eindruck macht, als ob längs den Septenansatzstellen acht radiäre Nervenzüge verlaufen, die vom Mund gegen den Scheibenrand zwischen den Tentakelbasen ziehen, ohne diesen Rand ganz zu erreichen. Da die seitlichen Muskelzüge der Tentakel an den Septenansatzlinien der Mundscheibe sich befestigen, wobei die Muskelzüge zweier benachbarter Tentakel hier zusammenstoßen, so kommt vielleicht den längs den Septenlinien hinziehenden Nervenzügen eine besondere Bedeutung zu.

9) Auf dem Mundscheibenrand ist noch ein andres, schwächeres System von Nervenfasern über den sogenannten intertentakulären Muskelfasern vorhanden.

10) Im Schlundrohr ist die Nervenschicht nur im distalen Teil nachzuweisen; sie reicht proximal bis zur Grenze, wo die Siphonoglyphe anfängt.

11) An den Ansatzlinien der Septen an das Schlundrohr ist diese Nervenschicht stärker als dazwischen.

12) Die Nervenschicht des Schlundrohres ist zusammengesetzt aus Fortsätzen der Ganglienzellen, welche denen der Tentakel und der Mundscheibe gleichen, und den proximalen faserartigen verzweigten Enden von Epithelzellen des Schlundrohres.

13) Im Epithel der Siphonoglyphe war keine Nervenschicht nachzuweisen.

14) Das Ectoderm des Mauerblattes enthält sehr große bipolare und multipolare Zellen mit langen Fortsätzen. Die Natur dieser Zellen blieb zweifelhaft. Unter ihnen findet man auch solche, die den typischen Ganglienzellen ähnlich sind.

15) Im Mauerblattectoderm konnten keine Nervenschicht und somit keine distinkten Nervenbahnen nachgewiesen werden. Die Nervenschicht fehlt hier wohl im Zusammenhang mit dem Mangel ectodermaler Muskulatur.

16) Im Ectoderm des Cönosarks gelang es nicht, Nervenfasern oder Nervenzellen zu entdecken.

17) Das physiologische Experiment scheint auf eine große Unabhängigkeit der Einzelpolypen voneinander in nervöser Beziehung hinzudeuten, so daß die Existenz eines kolonialen Nervensystems fraglich erscheint. Jedenfalls könnte das koloniale Nervensystem nur sehr unvollkommen sein.

18) In der Gallerte sind keine Ganglienzellen zu finden. Die ver-

zweigten großen Gallertzellen, welche hier vorkommen, dürften mit dem Nervensystem kaum etwas zu tun haben.

19) Sinneszellen fanden sich auf der Mundscheibe und auf den oralen und aboralen Tentakelflächen in der nächsten Nachbarschaft von Nesselzellen.

20) Die Einzelpolypen besitzen auch ein entodermales Nervensystem. Es konnten nämlich Ganglienzellen, die den ectodermalen Ganglienzellen ähnlich waren, zwischen den Muskelfasern der Septen mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Moskau, im November 1907.

Benutzte Literatur.

1899. J. H. Ashworth, The structure of Xenia Hicksoni, nov. sp., with some observations on Heteroxenia Elizabethae Koell. Quarterly Journal of Microscopical Science. New Ser. Vol. XLII.

1901. P. Bujor, Sur l'organisation de la vérétille (Veretillum cynomorium (Pall.) Cuv. var. stylifera, Koell.). Archives de zoologie expérimentale et générale. T. IX. Serie 3e. Notes et Revue.

1883. W. A. Herdmann, On the structure of Sarcodictyon. Proceedings of the Royal Physical Society Edinburgh. Vol. VIII.

1895. S. J. Hickson, The anatomy of Alcyonium digitatum. Quarterly Journal of Microscopial Science. 1895. New Series. Vol. XXXVII.

1903. N. Kassianow, Über das Nervensystem der Alcyonarien. (Vorläufige Mitteilung.) Bergens Museums Aarbog.

1865. A. Koelliker, Icones Histologicae.

1872. — Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. Die Pennatuliden. Abh. Senckenberg. Naturforsch. Gesellschaft. Vol. VII—VIII. 1869—1872.

1887. A. Korotneff, Zur Anatomie und Histologie des Veretillum. Zool. Anzeiger. Vol. X.

1887. C. Fr. W. Krukenberg, Die nervösen Leitungsbahnen in dem Polypar der Alcyoniden. Vergl. physiolog. Studien, 2. Reihe, 4. Abt., 1. Teil. Heidelberg.

1870. G. Pouchet et A. Myèvre, Contribution à l'anatomie des Alcyonaires. Journal de l'anatomie et de la physiologie. p. 285.

1902. E. M. Pratt, The Mesogloeal Cells of Alcyonium (preliminary account). Zool. Anzeiger. Bd. XXV.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen nach Macerationspräparaten, also Fig. 1, Taf. XXIX, Fig. 5*a*, 5*b*, 7, Taf. XXX und Fig. 1, Taf. XXXI sind mit Objekt 2 mm, Ölimmersion und Kompensationsocular 6 von Zeiss und mit Hilfe des Zeichenapparates gezeichnet. Fig. 2, 3, 4, 5, 7, Taf. XXIX, Fig. 3, 4, 6, 8, 9, Taf. XXX, Fig. 2, 3, Taf. XXXI mit demselben Objektiv und Kompensationsocular 4. Fig. 6, Taf. XXIX und Fig. 2, Taf. XXX sind Halbschemen. Fig. 1, Taf. XXX ist ein Schema. Alle Figuren beziehen sich auf *Alcyonium digitatum;* nur die Octanten *C'* der Fig. 1, Taf. XXX und Fig. 4, Taf. XXX sind *Alcyonium palmatum* entnommen.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Ectoderm der Tentakel nach Macerationspräparaten. $g_{1—6}$, Ganglienzellen; *s*, $s_{1—4}$, Sinneszellen; $d_{1—3}$, Deckzellen; *n*, Nesselzellen; n_1, Nesselzelle mit ausgeschleudertem Nesselfaden (nach unten) und mit einem feinen und verzweigten Fortsatz (nach oben); n_2, vermutlich junge Nesselzellen; *f*, Zellen, welche vielleicht den Nesselzellen den Ursprung geben; *np*, Nervenplexus über den Muskelfasern; $m_{1—3}$, Muskelzellen.

Fig. 2. Tentakelwand der Medianlinie der aboralen Fläche auf einem Längsschnitt durch den Tentakel. d_1, d_2, Deckzellen; *s*, Sinneszelle; *n*, kleinere Art der Nesselzellen; *N*, größere Nesselzellenart; *scl*, Hohlräume in der Gallerte, in welchen Sclerite sich befanden; *glz*, an das Entoderm angeschmiegte Gallertzelle; *ent*, Entoderm.

Fig. 3. Tentakelwand der Oralfläche, auf einem Tentakellängsschnitt. *ect*, Ectoderm; *d*, Deckzellen; *s*, s_1, Sinneszellen; *dr*, Drüsenzellen; dr_2, Drüsenzellen mit proximalwärts sich verzweigenden Fortsätzen; *g*, Ganglienzellen; *m*, ectodermale Muskelfasern; *ent*, Entoderm. Die Gallerte ist hier so dünn, daß sie kaum sichtbar ist.

Fig. 4. Ectoderm von den Seitenflächen der Tentakelbasis, von einer Stelle derselben entnommen, welche fast unmittelbar über der Ansatzlinie des Septums an die Mundscheibe liegt. Von einem Längsschnitt, welcher in der Septalebene durch den Polypen geführt ist. Das Ectoderm ist etwas von der Fläche getroffen. *d*, Deckzellen; *s*, Sinneszelle, auf der andern Seite des Nesselzellenquerschnittes eine zweite Sinneszelle; *g*, Ganglienzelle; *np*, Nervenplexus; *m*, schiefgeschnittene Längsmuskelfasern des Ectoderms; *Gal*, Gallerte. Entoderm ist nicht eingezeichnet.

Fig. 5. Ectoderm von den Seitenpartien der oralen Tentakelfläche, von der Fläche getroffen, auf einem Längsschnitt durch den Polypen. *m*, Muskelfasern; *nf*, den Muskelfasern parallel verlaufende Nervenfasern; *np*, Nervenplexus.

Fig. 6. Querschnitt durch den Tentakel, etwa in der Mitte der Länge desselben. Halbschematisch. *p*, Tentakelfiederchen im Längsschnitt getroffen; *or*, orale Fläche; *nf*, Nervenschicht über den Muskelfaserquerschnitten; *m*, Querschnitte durch die Längsmuskelfasern des Ectoderms; *abr*, aborale Fläche mit einigen Nesselzellen der größeren Art in der Medianlinie.

Fig. 7. Epithel von der Innenfläche (Ectoderm) des Schlundrohres an der Stelle, wo es aus dem Munde heraustritt. Auf einem Längsschnitt durch den

Polypen, welcher in der Septalebene geführt ist. dr_{1-3}, Drüsenzellen des Ectoderms; *nf*, Nervenschicht; gal, Gallerte. Zwischen dr^1 und dr^2 am Grunde des Epithels eine runde Zelle, vermutlich junges Stadium einer Drüsenzelle. Zwischen dr^1 und dr^2 in der Gallerte eine Gallertzelle in einem Hohlraum. *Glz*, Gallertzelle in der Gallertlamelle des Septums; *Lm*, Längsmuskelfasern des Septums; *Qum*, Transversale Muskelfasern des Septums, welches von der Fläche getroffen ist.

Tafel XXX.

Fig. 1. Verschiedene Flächenschnitte durch die Mundscheibe in einer schematischen Figur vereinigt. Die drei Octanten *A*, ein Octant *B* und zwei Octanten *C* entsprechen verschiedenen Niveaus der Mundscheibe und verschiedenen Kontraktionszuständen der letzteren. In den Octanten *A* ist die Mundscheibenfläche nur über den Ansatzlinien der Septen getroffen. Die zwischen diesen Septallinien liegende gewölbte Mundscheibenfläche ist vom Messer abgetragen worden. Octanten *C* stellen die Querschnitte durch die Tentakelbasen unmittelbar über der Mundscheibe von *Alcyonium palmatum* dar. Die blaue Farbe soll die ectodermale Nervenschicht der Mundscheibe andeuten. *x*, Grenze, bis zu welcher die Nervenschicht längs der Septallinien gegen den Mundscheibenrand sich ausdehnt. *Mo*, Mundöffnung; *p*, Tentakelfiederchen; *m*, intertentaculare Muskelfasern auf einer Randleiste (bei *Alcyonium palmatum*); *m*, Querschnitte der Längsmuskelfasern auf der oralen Tentakelfläche; *y*, verdickte Stellen in der aboralen Tentakelwand und in dem Mauerblatt, in welchem Sclerite sich befinden; *z*, ein Stück Mundscheibenfläche zwischen den Ansatzlinien der Septen.

Fig. 2. Rechte Hälfte eines Längsschnittes durch den obersten Teil eines Polypen, welcher von dem Schnitt genau in der Septumfläche getroffen ist. *Si*, Siphonoglyphe; *Mr*, Schlundrohrepithel (Ectoderm); *x*, Grenze, bis zu welcher sich das Schlundrohrepithel auf die Mundscheibe ausdehnt; *Pr*, Mundscheibe; *nf*, Nervenschicht; *Mbl*, Mauerblatt; *Spt*, Septum von der Fläche getroffen; *blau*, Nervenschicht des Schlundrohres, der Mundscheibe und des Mundscheibenrandes zwischen *a b*).

Fig. 3. Mundscheibenrand auf einem Längsschnitt durch den Polypen. Dieselbe Stelle wie die rechts von der Linie *a b* der Fig. 2, Taf. XXX, bei stärkerer Vergrößerung. *m*, Querschnitte der Muskelfasern, welche von einem Tentakel auf den anderen übergehen (intertentaculäre Muskelfasern); *n*, Nesselzellen (die untere von ihnen im Querschnitt); *dr*, Drüsenzelle; *d*, Deckzelle; *glz*, Gallertzelle dicht am Entoderm; *Spt*, Längsmuskelfasern des Septums; *nf*, Nervenfasern über den intertentaculären Muskelfasern; *gal*, Gallerte.

Fig. 4. Ein Stück des Septums von *Alcyonium palmatum* auf einem Schnitt von der Fläche getroffen. Auf den Muskelfasern liegt eine Ganglienzelle. *n*, Nesselzelle des Entoderms.

Fig. 5*a*. Maceriertes Epithel von der Innenfläche des Schlundrohrs (Ectoderm). *nz*, Epithelzellen, welche in lange Fasern auslaufen (Nervenzellen); *stz*, Stützzellen; *dr*, Drüsenzelle.

Fig. 5*b*. Nervenschicht des Schlundrohrectoderms nach Macerationspräparaten. *g*, Ganglienzelle; *m*, entodermale Epithelmuskelzelle des Schlundrohres.

Fig. 6. Mundscheibenrand längs der Ansatzlinie des Septums auf einem

Längsschnitt durch den Polypen. Die Stelle, von welcher die Abbildung entnommen ist, würde etwa zwischen *x* und *Pr* auf Fig. 2, Taf. XXX liegen. *nf*, Nervenschicht; *g*, Ganglienzellen; *s*, Sinneszellen; *d*, Deckzellen; *Ect*, Ectoderm; *gal*, Gallerte; *Spt*, Muskelfasern des Septums.

Fig. 7. Nervenplexus der Mundscheibe (Nervenschicht der Schnitte) nach Macerationspräparaten. *g*, Ganglienzellen; *d*, Deckzellen; *n*, Nesselzellen.

Fig. 8. Mundscheibenrand (dieselbe Region wie Fig. 3, Taf. XXX) von der Fläche auf einem zum Scheibenrand tangentialen Schnitt. *TH*, Tentakelhöhlen (links und rechts); *Ect*, Ectoderm; *Ent*, Entoderm der Tentakelhöhlen; *g*, Ganglienzelle; *m*, Muskelfasern, über welchen man einige feine Nervenfasern sieht.

Fig. 9. Mundscheibenrand und die Ansatzstelle des Septums von einem Längsschnitt durch den Polypen. *m*, Querschnitte der Muskelfasern; *dr*, Drüsenzellen; *S*, Sinneszellen; *d*, Deckzellen; *nf*, Nervenschicht; *Ect*, Ectoderm; *Ent*, Entoderm; *n*, Nesselzelle des Entoderms; *Spt*, Septumlamelle.

Tafel XXXI.

Fig. 1. Ectoderm des Mauerblattes, von innen gesehen, wie es auf abgefallenen Stücken der Macerationspräparate studiert werden kann. d^1, Deckzelle mit fußähnlichem Fortsatz; *d*, Deckzellen; c^{1-3}, bipolare Zellen mit feinen Fortsätzen; *g*, eine solche, die einer Ganglienzelle ähnelt; *b* und *z*, Zellen, die am Grunde des Epithels liegen; *h*, multipolare Zelle mit feinen Fortsätzen; *nz*, Nesselzellen; *n*, der Kern einer Nesselzelle; *glz*, Gallertzelle; *ez*, Entodermzelle; *zl*, Cilie der Entodermzelle. Über dem Ectoderm liegt eine Gallertzelle (*glz*) und über dieser letzteren eine Entodermzelle (*ez*).

Fig. 2. Ein Flächenschnitt von der Wand des Schlundrohres, welcher schief durch alle Schichten dieser Wand durchgegangen ist. *Ect*, Ectoderm; *k*, k^1, Kerne des Schlundrohrectoderms; *g*, Ganglienzelle in der Nervenschicht; *dr*, Zellen, die am Grunde des Epithels liegen (wohl junge Drüsenzellen); *nf*, Nervenschicht; *gal*, Gallerte; *glz*, Gallertzelle; *Ent*, Entoderm, aus circulär angeordneten Muskelzellen bestehend.

Fig. 3. Wand des Schlundrohrs, wo das Ectoderm als Siphonoglyphe ausgebildet ist, auf einem Längsschnitt durch das Schlundrohr. *Ect*, Siphonoglyphenepithel; *gal*, Gallerte; *Ent*, *Entoderm*.

Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden.

Von

W. Selensky.

(Aus dem zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Mit Tafel XXXII—XXXV und sechs Figuren im Text.

Einleitung.

Die merkwürdigen Gebilde, die man in so großen Mengen in der Leibesflüssigkeit der Sipunculiden findet, und als Urnen, Töpfchen oder »coupes ciliées« bezeichnet, haben seit jeher die Aufmerksamkeit und das Interesse der Forscher erregt, sowie Anlaß zu sehr verschiedenen, sich widersprechenden Ansichten gegeben. Sie werden gedeutet als parasitische Infusorien, parasitische Mesozoen und als eigentümliche Organiten, d. h. Bestandteile der Sipunculiden selbst; das sind die Hauptmeinungen, welche über die Natur der Urnen vorliegen. Keine dieser Auffassungen dürfte aber bis jetzt genügend begründet und endgültig bewiesen sein. Das veranlaßte mich, Bau und Entwicklung dieser merkwürdigen Gebilde aufs neue genau zu untersuchen, um über ihre wirkliche Natur möglichst ins klare zu kommen.

Während eines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Herbst 1906 sammelte ich das Material für die vorliegende Arbeit. Es ist mir eine angenehme Pflicht, der Verwaltung der Station für die mir erwiesene Gastfreundschaft und das liebenswürdige Entgegenkommen bestens zu danken.

Die Untersuchung wurde im Zoologischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Es sei mir gestattet, Herrn Professor Bütschli für die Hilfe und Teilnahme, welche er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank zu äußern. Herrn Professor Schuberg bin ich für die mir erteilten Hinweise und Ratschläge aufs tiefste verpflichtet.

Historisches.

Wir wollen hier nur das Wesentliche, was über die Natur der Urnen geäußert wurde, zusammenfassen; die Einzelheiten dagegen werden an den betreffenden Stellen ihre Berücksichtigung finden.

Krohn (1851) machte zuerst auf die Urnen von *Sipunculus nudus* aufmerksam; er hielt sie für parasitische Infusorien. Diese Ansicht wurde von vielen späteren Autoren, wie Fabre-Domergue (1886), C. Vogt und Young (1888), angenommen und noch 1890 von W. Wagner vertreten. Fabre-Domergue (1886) beschrieb die *Sipunculus*-Urnen als besondere Infusorienart, die ihren abnormen Körperbau wohl den eigentümlichen Lebensverhältnissen in der Leibeshöhle ihres Wirtes verdanke; er glaubte sie den Peritrichen anreihen zu dürfen, indem er sie *Pompholyxia sipunculi* nannte.

Die parasitische Natur der Urnen schien so klar zu sein, daß Balbiani (1887), der sich übrigens (wie auch Henneguy) nicht über ihre systematische Stellung äußert, seiner Meinung in folgenden Worten Ausdruck gibt: »En 1884, j'ai eu avec M. Henneguy l'occasion d'examiner des siponcles vivants adressés de Bordeaux et, du premier coup d'œil, nous avons reconnu, qu'il s'agissait de parasites. On ne peu même comprendre comment cela aie pu faire question.«

Dennoch hatten bereits Keferstein und Ehlers (1861) die parasitische Natur der Urnen bezweifelt und sich einer andern Ansicht genähert, der nämlich, daß es sich um Bestandteile des *Sipunculus* handle. Diese Ansicht wurde von A. Brandt (1871) auf Grund genauerer Beobachtungen angenommen, indem er gleichzeitig vermutete, daß den Urnen (oder Töpfchen, wie er sie nennt), eine nicht unwesentliche Funktion zukäme. Sie könnten nämlich der Ernährung dienen, da sie, »wie die Schaufeln einer Mischmaschine«, die Blutkörperchen untereinander mischten. Auch Ray Lankester (1873) und Cuénot (1891, 1900, 1902) erachten die Töpfchen für Elemente des *Sipunculus*. Die letztgenannten Autoren fanden auch an den Wänden der Blutgefäße besondere fixe Urnen, die sie für Entwicklungsstufen der freischwimmenden erklärten.

Die Infusorienhypothese konnte nicht länger festgehalten werden, da es, insbesondere nach den Untersuchungen von Brandt (1871), recht zweifelhaft schien, daß die Gebilde wirklich einzellig wären. Bütschli (1889, S. 1689), der den derzeitigen Stand der Frage in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs resümiert, hielt die Infusoriennatur der Urnen für zweifelhaft.

In den neunziger Jahren suchten Kunstler und Gruvel eine ganz neue und originelle Auffassung zu begründen, daß nämlich die Urnen parasitierende Mesozoen seien. In einer Reihe kurzer Berichte setzten die genannten Autoren ihre Ansichten auseinander, die schließlich Delage in seinem »Traité de Zoologie concrète« (1899), nach mündlichen Mitteilungen der Autoren, zusammenfaßte und mit einigen Zeichnungen erläuterte. Die erwähnten Autoren basieren ihre Ausführungen hauptsächlich auf die von ihnen beobachteten Entwicklungsvorgänge. Bei dem vermutlichen Parasiten des *Sipunculus nudus*, dem nach Delage's Vorschlag der Name *Pompholyxia* (Fabre-Domergue) verbleiben müßte, sollen sich von der »vésicule sombre« (Boden des Töpfchens nach Brandt's Bezeichnung), der Mutterzelle, durch Knospung entstehende »Genitalzellen« ablösen, von denen jede sich zu einer neuen Urne entwickle. Das jüngste, von Kunstler und Gruvel gefundene Entwicklungsstadium wäre aus zwei, »von einer gemeinsamen vacuolären Protoplasmaschicht umgebenen« Zellen zusammengesetzt, von denen die eine bei der weiteren Entwicklung zu der »vésicule claire« (Kuppel), die andre zu der »vésicule sombre« der ausgebildeten Urne (Boden, Wimperscheibe) mit ihrem bewimperten Rande werde. Im erwachsenen, ganz reifen Zustand werde der Parasit bedeutend größer und nähme dann eine in der Längsachse abgeplattete und in der Quere erweiterte Gestalt an. Der geschlechtsreife Parasit könnte also, nach den Autoren, mit einer abgeplatteten Gastrula verglichen werden, deren Blastopor sehr erweitert und von einem Wimperrande umgeben wäre, und deren Urdarm dementsprechend eine kaum merkbare Einsenkung darstellte. Diese Einsenkung wäre von einer Schicht von Zellen ausgekleidet, den »Genitalzellen«, welche alle aus der »vésicule sombre« durch Knospung entstehen sollten; letztere „vésicule" wäre noch im Centrum dieser eigentümlichen »Entodermschicht« wahrnehmbar.

Noch größere Ähnlichkeit mit einer Gastrula sollte der Parasit von *Phymosoma* (»coupes ciliées« der Autoren) zeigen, dem Delage provisorisch den Namen *Kunstleria gruveli* gab. Auch hier wäre eine große »vésicule claire« vorhanden, welche an einer Stelle eine ziemlich tiefe Einsenkung zeigt; die äußere, konvexe Oberfläche dieser Blase ist von einer Schicht von Zellen („vésicules claires" der Autoren) bekleidet, welche eigentlich von der großen »vésicule claire« entstanden sein sollten. Der Urmund wäre von einem bewimperten Rande, bzw. einer Wimperzelle umgrenzt, und die Einsenkung, bzw. der Urdarm, mit einer Schicht von »Genitalzellen« ausgekleidet. Ursprünglich sollte

sich an der Stelle dieses »Entoderms« eine einzige Mutterzelle, bzw. »vésicule sombre« befinden, welche im Vergleich zu der »Urentodermzelle« von *Pompholyxia* in der ausgebildeten »Entodermschicht« von ihren Tochterzellen nicht zu unterscheiden wäre, da letztere nicht durch Knospung, sondern durch Teilung der Mutterzelle entstehen sollten.

Die primitive Organisation dieser vermeintlichen Organismen veranlaßte die erwähnten Autoren sie als Mesozoen zu deuten, als Orthonectiden etwa, welche sich unter dem Einfluß besonderer Lebensweise vom Typus entfernt hätten. Übrigens bemerkt Delage, es wäre vielleicht richtiger, sie dem *Pemmatodiscus* zu nähern.

Weit größer noch wäre die theoretische Bedeutung dieser gastrulaartigen Organismen im Sinne der generellen Morphologie. Nach Kunstler und Gruvel soll bei den Urnen das vermutliche Entoderm nicht der Ernährung, sondern vor allem der Fortpflanzung dienen. »C'est un fait d'un interrêt théorique réel qui vient apporter un solide appui aux considérations embriogéniques d'après lesquelles on a déjà pu affirmer que les premières gastrula méritaient, sans doutes, le noms de *génito-gastrula*, le rôle primitive de l'entoderme étant essentiellment reproducteur« (1899, S. 521). In der Tat würde hiermit eine reelle Grundlage für die Genitogastrula-Theorie von Götte und Salensky geliefert, denn die Urnen würden für diese Theorie von derselben Bedeutung sein, wie die Gastrula oder Parenchymula für die Gastraea- oder Parenchymellatheorie, mit dem Unterschied allein, daß in den Urnen ein Vorbild der Genitogastrula in der wirklichen Natur, und zwar in Form eines ausgebildeten Wesens, erhalten wäre. Aber es müßte vorerst festgestellt werden, daß es sich wirklich um selbständige Organismen handelt, und daß die »genitalen Entodermzellen« der vermeintlichen gastrulaartigen Organismen tatsächlich Fortpflanzungszellen sind. Leider ist die angekündigte ausführliche Arbeit von Kunstler und Gruvel, in welcher man einleuchtende Beweise für ihre Auffassung erwarten durfte, noch nicht erschienen. Auf manche Punkte der Darstellungen von Kunstler und Gruvel werden wir weiter zurückkommen.

1899 und 1900 untersuchte Metalnikoff die Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Urnen näher und erklärte sich weder mit der Ansicht Kunstlers und Gruvels einverstanden, noch mit der parasitären Natur der Urnen überhaupt. Er schließt sich den Meinungen Kefersteins und Ehlers, Brandts, Ray Lankesters u. a. an, indem er die Urnen als Formelemente des Blutes der Sipunculiden, und zwar als eigentümliche Phagocyten deutet, welche allerlei im Blute

suspendierte Elemente ansammeln und teilweise verzehren. Metalnikoff fand eine ganz andre Entwicklungsweise der Urnen als die obenerwähnte; die fixen Urnen nämlich, welche Ray Lankester und Cuénot an der Außenseite der Blutgefäße beobachtet hatten und die nach Metalnikoff nicht außen, sondern der Innenwand der Gefäße aufsitzen, seien den frei in der Leibeshöhle schwimmenden völlig gleich, »sowohl der Struktur nach, als auch deswegen, daß sie Blutkörperchen und verschiedene Farbstoffe aufzehren«. Ein solches Gebilde erscheine zunächst als ein kleiner, aus zwei Zellen bestehender Auswuchs der Gefäßwand und nehme im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Gestalt eines Töpfchens an, welches sich später von der Gefäßwand ablöse und frei im Hohlraum des Gefäßes herumschwimme. Die Frage, wie die an der Innenwand der vollkommen geschlossenen Gefäße entstehenden Urnen in die Leibeshöhle gelangen, ließ Metalnikoff offen.

Wenn nun die Urnen keine Parasiten, sondern Erzeugnisse der Sipunculiden sind, so wird es auch nötig, ihre Funktion im Organismus zu erklären. Cuénot (1891, 1900, 1902) und Hérubel (1902) haben die Urnen hauptsächlich vom physiologischen Gesichtspunkte aus studiert. Die experimentellen Untersuchungen Hérubels (1902) beziehen sich auf fixe Urnen (und auch Chloragogenzellen) von *Phascolosóma*, die am aufsteigenden Darmteil zwischen den Chloragogenzellen sitzen und sich durch ihre Gestalt, nicht aber in ihrer Funktion, von denen des *Sipunculus nudus* unterscheiden. Diese Gebilde sind nach Hérubel Erzeugnisse des Peritonealgewebes, welche, wie schon von manchen Autoren hervorgehoben wurde, allerlei in der Leibeshöhle schwebende Partikel eifrig aufsammeln, mithin zur Reinigung des Cöloms dienen. Sie wären sogar imstande die aufgesammelten zelligen Elemente zu verdauen. Die freischwimmenden Urnen von *Phascolosoma varians* und *Phymosoma* sollen nach diesen Angaben, insbesondere denen Cuénot's (1900, 1902), in innigstem genetischen Zusammenhang mit den festsitzenden stehen, da letztere sich von der Darmwand ablösten und in der Leibeshöhle vermittels ihrer starken Cilien lebhaft herumschwämmen.

Das Vorhandensein solcher an der Darmwand sitzender Urnen wurde bei vielen Sipunculiden von verschiedenen Autoren bewiesen; bei *Phascolion* von Théel (1875), bei *Aspidosiphon* von Sluiter (1881) und Selenka (1883), bei *Phascolosoma* und *Phymosoma* von Cuénot (1900), bei *Sipunculus gouldii* von Andrews (1890), der diese Gebilde »Pseudostoma« nannte, und bei *S. arcassonensis* von

Cuénot (1902); bemerkenswert ist, daß bei diesen *Sipunculus*-Arten weder an der Gefäßwand, noch in der Leibesflüssigkeit Urnen solcher Art, wie sie bei *Sipunculus nudus* vorkommen, vorhanden sind. Nicht alle *Sipunculiden*-Arten, die fixe Urnen enthalten, besitzen gleichzeitig auch freischwimmende, letztere können, wie z. B. bei *Aspidosiphon*, fehlen.

Angesichts dieser Verbreitung der Gebilde und ihrer Fähigkeit allerhand in der Perivisceralflüssigkeit schwebende Körperchen aufzusammeln und zu agglutinieren, erklärte sie Cuénot (1902) als Organe, die eine wichtige Rolle bei der Reinigung der Cölomflüssigkeit spielten; gleichzeitig korrigierte er seine frühere Behauptung (1891), daß die Urnen keine andre Funktion hätten, als die Blutflüssigkeit umzurühren. Unter der Bezeichnung »organes agglutinants« und »organes cilio-phagocytaires« faßte er (1902) die Urnen der Sipunculiden, die der Synaptiden und die Nephridialtrichter der Anneliden zusammen; alle diese Gebilde wären durch das Vorhandensein eines Wimperapparates charakterisiert und besäßen das Vermögen die in der Leibeshöhle suspendierten Körperchen zu agglutinieren und somit die Perivisceralflüssigkeit zu reinigen. In physiologischer Hinsicht dürften diese Organe daher miteinander verglichen und in eine Reihe geordnet werden: die Urnen der Sipunculiden schienen kaum wesentlich (physiologisch) von denen der Synaptiden verschieden zu sein; erstere sollten zu den »organes cilio-phagocytaires« (Wimpertrichter der Nephridien) von *Nereis*, *Glycera* und der Hirudineen hinüber führen; diese wieder seien in physiologischer Hinsicht den »filtres nephridiens« von *Rhynchelmis*, *Henlea* und *Branchiobdella* ähnlich.

Andre Autoren fahren indessen fort, die Urnen als Parasiten zu betrachten. Gineste (1901, 2) widmete den obenerwähnten Ausführungen Metalnikoffs einen kritischen Aufsatz. Leider konnte ich mir die andren Notizen (1901, 1, 1903, 1—4) des genannten Autors, welche wohl seine eignen Beobachtungen über die Urnen enthalten, trotz vieler Bemühungen nicht beschaffen. Aus der erwähnten (1901, 2) Notiz ließe sich jedoch schließen, daß Gineste ein Anhänger der von Kunstler und Gruvel vorgetragenen Auffassung ist. Neben einigen Bemerkungen, die für die Entscheidung der Hauptfrage von untergeordneter Bedeutung sind, und die wir deswegen nicht berücksichtigen wollen, erhebt Gineste auch schwerwiegende Bedenken gegen die Angaben Metalnikoffs, und zwar vor allem solche, die sein Hauptargument angreifen, nämlich das Entstehen der Töpfchen an der Gefäßwand. Abgesehen davon, daß ein Entwicklungsvorgang,

wie ihn Metalnikoff dargestellt hat, nach Gineste an und für sich nicht leicht begreiflich wäre, könnte er, wie Gineste behauptet, für ein Gewebe kaum von Belang sein. Außerdem wirft Gineste Metalnikoff vor, daß seine Zeichnungen kaum zum Verständnis eines so wichtigen histogenetischen Vorganges dienen könnten, weshalb man annehmen müsse, daß dem »argument manque totalment de clarté«. Metalnikoff hätte auch nicht gezeigt, in welcher Weise die abgelösten Töpfchen aus den Gefäßen in die Leibeshöhle übergingen. Seine Kritik schließt Gineste folgendermaßen: »En resumé, il ressort des recherches de Metalnikoff que la notion d'élément phagocytaire que cet auteur attache aux Urnes des siponculides, éléments multicellulaires et plurinucléés, n'éclaircit pas d'avantage la question déjà si complexe de ces formations. Elle ajoute simplement une interprétation de plus aux idées jusqu'ici formulées, interprétation qui ne satisfait pas d'avantage l'ésprit et qui ne semble pas susceptible de resister longtemps à une analyse attentive«.

Um so mehr würde also eine derartige eingehende Analyse wünschenswert sein. In jüngster Zeit scheint Ladreyt (1904) eine solche unternommen zu haben. Leider liegt bis jetzt nur ein kurzer, eine Druckseite umfassender Bericht vor, worin er mit wenigen Worten die Entwicklung der Urnen an den Gefäßwänden beschreibt und zu folgenden Schlüssen kommt: die Urnen seien keine Parasiten, sondern Organiten, welche sich vom Körper des *Sipunculus* ablösen; sie seien auch keine Phagocyten, da sie keine fremde Körperchen ins Innere aufnehmen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Um eine große Anzahl freier Urnen zu erhalten, schneidet man einen *Sipunculus* oder eine *Phymosoma* auf und läßt die Leibesflüssigkeit in eine Glasdose ablaufen; nach kurzer Zeit (etwa 10—15 Minuten) sinken die Geschlechtsprodukte, membranösen Blasen, die Mehrzahl der Blutkörperchen und sonstige in der Blutflüssigkeit suspendierte Elemente zu Boden; die Urnen dagegen schwimmen nach oben und sammeln sich in großen Mengen in den oberflächlichen Schichten an, wo nur eine verhältnismäßig geringe Anzahl Blutkörperchen, Spermien usw. suspendiert bleibt. So können die Urnen ohne Schädigung für ein paar Tage lang erhalten werden. Wenn man sie aber von den übrigen Bestandteilen der Cölomflüssigkeit möglichst sorgfältig isoliert und ins Dunkle bringt, so können sie auch längere Zeit am Leben bleiben. Dies ermöglicht es, für die Untersuchung stets frische Urnen auf den

Objektträger zu bringen, sowie Experimente an lebenden Urnen, z. B. mit verschiedenen Farbstoffen, anzustellen.

Für die Untersuchung der Entwicklung der Urnen von *Sipunculus nudus* wurde der Oesophagus nebst Tentakelkranz mit den sogenannten Blutgefäßen herauspräpariert, in ausgestrecktem Zustande vermittels Kaktusnadeln befestigt und sodann fixiert. In ähnlicher Weise wurde auch der aufsteigende Darmteil von *Phymosoma* und *Aspidosiphon* behandelt, um die fixen Urnen dieser Sipunculiden zu studieren. Zunächst wurde aber der Darm 3—5 Minuten lang in Seewasser mit feinem Karmin oder Tusche gebracht, welche Farbstoffe die Urnen eifrig aufspeichern und dann leicht aufgefunden werden können.

Zur Fixierung wurden verschiedene Gemische verwendet. Die besten Resultate lieferten osmiumsäurehaltige Gemische, nämlich das Flemmingsche und das Hermannsche. Auch Pikrinschwefelsäure (nach Kleinenberg) erwies sich für die freien *Sipunculus*-Urnen nicht schlecht, da nach dieser Konservierung schärfere Farbendifferenzierungen erzielt werden konnten; cytologische Details konnten dagegen kaum wahrgenommen werden. Die verschiedenen Sublimatlösungen ergaben keine guten Resultate. Nur für die am Darm sitzenden Urnen von *Phymosoma* und *Aspidosiphon* erwies sich Gilsonsche Lösung als günstig. Für die Gefäße mit den fixen Urnen von *Sipunculus nudus* lieferte Alkohol-Essigsäure nach Carnoy sehr gute Resultate.

Die Urnen wurden sowohl lebend als an Dauerpräparaten (in Wasser, Glyzerin und Kanadabalsam) und in Schnittserien untersucht. Bei Kanadabalsam-Totalpräparaten wurden unter das Deckgläschen feine Glasfädchen gebracht, so daß man die Urnen umdrehen und von allen Seiten betrachten konnte. Zur Überführung durch die Alkohole, Xylol bis in Kanadabalsam, bzw. zur Einbettung in Paraffin, bediente ich mich teils der von Caullery und Chappelie (1905) beschriebenen Glasröhrchen, als auch derer, die im Zoologischen Institut zu Heidelberg für Behandlung kleinster Objekte verwendet werden. Die beiden Röhrchen unterscheiden sich kaum wesentlich voneinander: die Hauptsache ist die, daß ein kleines Röhrchen an einem Ende mit Müller-Gaze verschlossen wird, durch die die Flüssigkeiten frei hindurchdringen können, während das Objekt durch das feine Seidennetz nicht durchschlüpfen kann. Das Röhrchen mit dem Objekt kann also successiv aus einer Flüssigkeit in die andre bis in Kanadabalsam oder Paraffin, übertragen werden. Da die membranöse Kuppel der *Sipunculus*-Urnen sehr leicht zusammenschrumpft, so müssen diese Objekte mit großer

Vorsicht und ganz allmählich durch die Alkohole, Xylole und besonders in Paraffin überführt werden. Auch eine allmähliche Steigerung der Temperatur bei der Einbettung ist, wie ich mich überzeugen konnte, von großer Bedeutung; ich stellte deswegen das Gläschen, welches die Urnen enthielt, mit Xylol auf den Wärmeschrank, brachte dann die Urnen successiv in Xylol-Paraffin-Mischungen, welche $^3/_4$ und $^1/_4$, $^1/_2$ und $^1/_2$; $^1/_4$ und $^3/_4$ usw. Volumen Xylol und Paraffin enthielten, bis in reines Paraffin, wo ich sie $^1/_2$ bis 1 Stunde ließ (indem das Paraffin mehrmals gewechselt wurde), so daß die Urnen im Ganzen der Einwirkung der erhöhten Temperatur nur $1^1/_2$ bis höchstens 2 Stunden ausgesetzt waren. Das ganze Verfahren dagegen, vom Wasser bis zum Paraffin nahm 5—7 Tage in Anspruch. Auf diese Weise gelang es, ganz gute Resultate zu erzielen, indem eine unregelmäßige Schrumpfung vermieden wurde. Vermutlich kann diese Methode bei Behandlung leicht schrumpfender kleiner Objekte recht gute Dienste leisten.

Zur Färbung wurden folgende Methoden verwendet. Für Totalpräparate (nach Fixierung mit Flemmingschen und Hermannschem Gemisch) Osmiumsäure ($^1/_4$%ig), dann Holzessig; Einschließung in Wasser, Glyzerin oder Kanadabalsam. Für die Schnitte: Delafields Hämatoxylin und Eosin; dasselbe und Nachfärbung mit Säurefuchsin + Pikrinsäure nach van Gieson; Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain; Eisenhämatoxylinfärbung nach Weigert-van Gieson.

Um eine scharfe Kernfärbung und gleichzeitig die erforderliche Differenzierung des Plasmas, Bindegewebes und der Muskelfasern zu erhalten, wendete ich folgende Methode an. Da mein bestes Material mit Flemmingschen und Herrmannschen Lösungen konserviert worden war, nach denen sich Karminfärbungen nicht eignen, so versuchte ich diese mit Erfolg durch Safranin zu ersetzen und die Schnitte hierauf mit der Blochmannschen Flüssigkeit nachzufärben. Die Schnitte wurden also 24 Stunden in eine Safraninlösung (Safranin 333 mg, 95% Alkohol 86 cm, Wasser 33 cm) gebracht; hierauf in Wasser, eventuell auch in Alkohol differenziert, doch aber so, daß die Schnitte noch etwas überfärbt blieben; schließlich Blochmannsche Flüssigkeit, 1—7 Min., Wasser und dann rasch durch die Alkohole, welche das überflüssige Safranin entziehen. Dem Xylol wurde noch etwas Pikrinsäure zugesetzt, wodurch die Differenzierung noch schärfer hervortrat. Diese Methode gab sehr schöne Präparate, welche besonders beim Studium der Entwicklungsgeschichte der Urnen gute Dienste leisteten. Die Färbung gelang sowohl nach Fixierung mit

Flemmingschem wie Hermannschem Gemisch, als auch nach Alkohol-Essigsäure (Carnoy).

Außerdem versuchte ich nach Safranin die Mallorysche Tinktion anzuwenden, und zwar nicht ohne Erfolg; doch standen diese Präparate den mit Safranin-Blochmannscher Lösung gefärbten weit nach.

I. Bau der Urnen von Sipunculus nudus.

Gestalt, Bewegung, Größenverhältnisse.

Eine Urne von *Sipunculus nudus* erinnert tatsächlich an ein zierliches Blumentöpfchen, an eine Urne, oder vielmehr, wenn solche Vergleichungen gestattet sind, an einen Luftballon. Man erblickt zunächst eine große, durchsichtige Blase (Taf. XXXII, Fig. 1), die wir mit Brandt (1871) als Kuppel bezeichnen wollen; dieselbe verjüngt sich einerseits allmählich und inseriert an einer großen Scheibe, die in ihrer centralen Region etwas eingesenkt ist. Der Rand der Scheibe ist mit mehreren circulären Reihen starker Cilien besetzt, welche die Urne rasch durch die Leibesflüssigkeit bewegen, wobei die Kuppel voran geht. An der centralen Einsenkung der Wimperscheibe heften sich in der Regel große Mengen der verschiedenen in der Cölomflüssigkeit suspendierten Partikel (so gelbbraune Körnchen, degenerierende Blutkörperchen usw.) als ein großer Klumpen an, der nicht selten vier bis fünfmal größer wird als die Urne. Dieser Klumpen wird von der Urne wie ein unregelmäßig geformter Schwanz herumgeschleppt. Man kann leicht beobachten, wie der Klumpen anwächst. Durch das fortwährende Spiel der Cilien werden die körperlichen Elemente des Blutes in wirbelnde Bewegung versetzt; die in den Bereich der Cilien kommenden Körperchen werden geschlagen und gestoßen, und manche werden nach und nach in den Strudel hineingezogen und dem Klumpen in der Regel an seiner Basis zugesellt. Der Klumpen wächst also von seiner Basis aus.

Die Größe der Urnen ist sehr variabel. Höhe und Breite sind ungefähr gleich, doch scheint bald diese, bald jene die andre etwas zu übertreffen. Bei der Beurteilung der Körperproportionen ist jedoch zu beachten, daß sie bei einer und derselben Urne nicht konstant bleiben, vielmehr wird bald die Wimperscheibe etwas mehr gegen die Kuppel herabgezogen, bald mehr von dieser weg emporgehoben, bald wieder wird die Einsenkung der Wimperscheibe etwas tiefer, bald schwindet sie fast ganz. Diese Gestaltänderungen, welche übrigens